



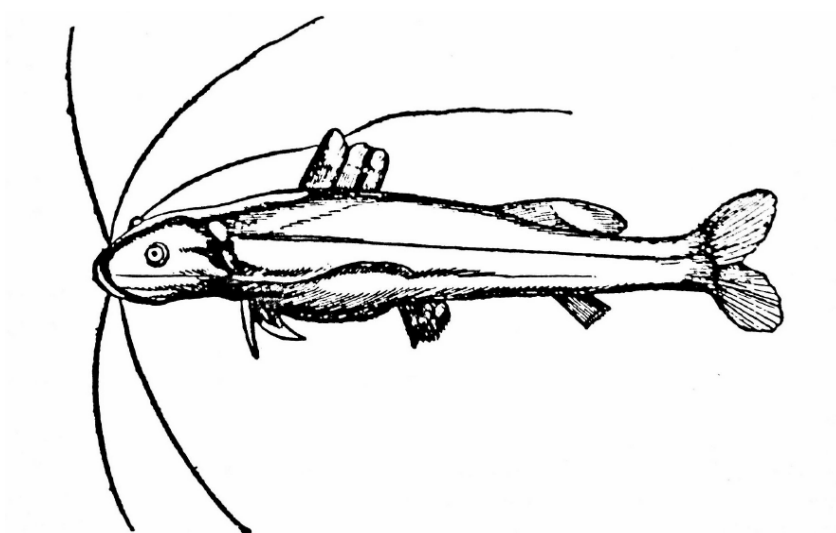
**UFRGS**  
UNIVERSIDADE FEDERAL  
DO RIO GRANDE DO SUL



**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

RAFAEL COSTA ANGRIZANI

**DESVENDANDO RHAMDIA QUELEN Quoy & Gaimard, 1824**



PORTOALEGRE  
2017

RAFAEL COSTA ANGRIZANI

**DESVENDANDO RHAMDIA QUELEN Quoy & Gaimard, 1824**

Dissertação/Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre/Doutor em Biologia Animal.

Área de concentração:

Orientador(a): Prof. Dr. Luiz Roberto Malabarba

PORTOALEGRE  
2017



**UFRGS**  
UNIVERSIDADE FEDERAL  
DO RIO GRANDE DO SUL



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

RAFAEL COSTA ANGRIZANI

**DESVENDANDO RHAMDIA QUELEN Quoy & Gaimard, 1824**

Aprovada em \_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de \_\_\_\_.

BANCA EXAMINADORA

---

Dr/a.Avaliador/a1

---

Dr/a.Avaliador/a2

---

Dr/a.Avaliador/a3

À Gabriele e Aurora, meus amores e minha família.

## Agradecimentos

Gostaria de agradecer

...ao meu orientador, Dr. Luiz Malabarba, pela oportunidade, amizade e todo o conhecimento que eu adquiri nos últimos anos, tenho certeza que fiz a escolha certa em desenvolver minha tese sob sua orientação;

... a todos os amigos e colegas do Laboratório de Ictiologia pela amizade, parceria e aprendizado, em especial a Alice Hirschmann, Juliana Wingert, Juliano Ferrer e Tiago Carvalho que contribuíram de forma muito importante para minha tese;

... aos técnicos do departamento de Zoologia, Tiago Paim e Valeri Brando, pelo importante apoio que deram para a minha pesquisa;

... as minhas primeiras orientadoras, Dra. Tatiane Chies e Dra. Maristerra Lemes, por terem formado minha base científica;

... ao Dr. Fabio Vilela, por ter me dado a oportunidade de mudar os rumos e começar a trabalhar com peixes, foram anos de muito aprendizado e amizade que contribuíram em muito no meu crescimento;

... um agradecimento muito especial para o Dr. José Pezzi da Silva, com quem tive a oportunidade de conviver e viajar o Brasil inteiro em diversas coletas e trabalhos. Grande parte do conhecimento adquirido sobre peixes eu devo ao “Zé”, foi uma pessoa muito importante para a mudança de rumo que minha formação acadêmica tomou e com certeza um grande amigo;

... a minha família por sempre estar por perto nos momentos difíceis; em especial a minha mãe, Susana Angrizani, ela é simplesmente incrível!!! A melhor mãe do mundo!!!

... aos meus sogros, Rosangela Volkmer, por ter dado um importante apoio durante a confecção do texto, foi uma verdadeira mãe cuidando de todos em minha casa; e o meu sogro, Irineu Volkmer, “parceirão de indiadas”, me ajudou em diversas coletas nos últimos anos;

... aos pesquisadores Dr. Claudio Oliveira, Dr. Carlos Lucena, Dr. Aléssio Datovo, Dr. Paulo Buckup, Dr. Marcelo Britto, Dr. Hugo Lopéz, Dr. Sven Kullander, Dra. Anja Palandacic, Dr. James Maclaine, Dr. Oliver Crimmen, Dr. Patricie Provost, Dr. John Lundberg por me receberem com muita educação e cortesia nas coleções que eu visitei ao longo do meu doutorado. Quero agradecer em especial o Dr. Mark Sabaj por ter me recebido

em sua casa durante minha visita aos Estados Unidos;

... à pequena Aurora Volkmer Angrizani, minha filha amada que nasceu no final do período do doutorado, para encher minha vida de alegrias e esperanças no futuro;

...e, por último, mas o mais importante e especial agradecimento eu quero dedicar a Gabriele Volkmer, minha linda esposa, que além de todo o amor, compreensão, dedicação e cumplicidade, foi fundamental ao longo do meu trabalho, contribuindo com discussões, opiniões e a revisão dos artigos. Eu te amo demais.

## Sumário

Resumo.....	xi
Abstract.....	xii
1. Introdução.....	2
1.1. A ordem Siluriformes e a família Heptapteridae.....	2
1.2. O gênero <i>Rhamdia</i> .....	4
1.2.1. <i>Rhamdia quelen</i> .....	7
1.2.2. <i>Heterobranchus sextentaculatus</i> .....	7
1.2.3. <i>Pimelodus sebae</i> .....	8
1.2.4. <i>Pimelodus hilarii</i> .....	9
1.2.5. <i>Pimelodus sapo</i> .....	9
1.2.6. <i>Pimelodus pentlandii</i> .....	10
1.2.7. <i>Pimelodus arekaima</i> .....	11
1.2.8. <i>Pimelodus stegelichiii</i> .....	11
1.2.9. <i>Pimelodus sellonis</i> .....	11
1.2.10. <i>Pimelodus deppei</i> .....	13
1.2.11. <i>Pimelodus musculus</i> .....	13
1.2.12. <i>Pimelodus foina</i> .....	13
1.2.13. <i>Pimelodus breviceps</i> .....	13
1.2.14. <i>Pimelodus laticaudus</i> .....	14
1.2.15. <i>Pimelodus vilsoni</i> .....	14
1.2.16. <i>Rhamdia laukidi</i> .....	14
1.2.17. <i>Pimelodus cinerascens</i> .....	15
1.2.18. <i>Pimelodus muelleri</i> .....	15
1.2.19. <i>Pimelodus holomelas</i> .....	16
1.2.20. <i>Pimelodus guatemalensis</i> .....	16
1.2.21. <i>Pimelodus wuchereri</i> .....	16
1.2.22. <i>Pimelodus godmanni</i> .....	17
1.2.23. <i>Pimelodus micropterus</i> .....	17
1.2.24. <i>Pimelodus nicaraguensis</i> .....	17

1.2.25. <i>Pimelodus petenensis</i> .....	18
1.2.26. <i>Pimelodus hypselurus</i> .....	18
1.2.27. <i>Pimelodus motaguensis</i> .....	18
1.2.28. <i>Pimelodus humilis</i> .....	18
1.2.29. <i>Pimelodus salvini</i> .....	19
1.2.30. <i>Pimelodus polycaulus</i> .....	19
1.2.31. <i>Pimelodus baronismuelleri</i> .....	19
1.2.32. <i>Pimelodus brachypterus</i> .....	19
1.2.33. <i>Pimelodus managuensis</i> .....	20
1.2.34. <i>Pimelodus wagneri</i> .....	20
1.2.35. <i>Rhamdia cyanostigma</i> .....	20
1.2.36. <i>Rhamdia dorsalis</i> .....	20
1.2.37. <i>Rhamdia microcephala</i> .....	21
1.2.38. <i>Rhamdia minuta</i> .....	21
1.2.39. <i>Rhamdia bransfordii</i> .....	21
1.2.40. <i>Pimelodus parahybae</i> .....	21
1.2.41. <i>Pimelodus queleni cúprea</i> .....	22
1.2.42. <i>Pimelodus cuyabae</i> .....	22
1.2.43. <i>Pimelodus knerii</i> .....	22
1.2.44. <i>Pimelodus bathyurus</i> .....	22
1.2.45. <i>Pimelodus longicauda</i> .....	22
1.2.46. <i>Rhamdia eriarcha</i> .....	23
1.2.47. <i>Rhamdia obesa</i> .....	23
1.2.48. <i>Rhamdia poeyi</i> .....	24
1.2.49. <i>Rhamdia tenella</i> .....	24
1.2.50. <i>Rhamdia parryi</i> .....	24
1.2.51. <i>Rhamdella straminea</i> .....	24
1.2.52. <i>Pimelodus parvus</i> .....	25
1.2.53. <i>Rhamdia oaxacae</i> .....	25
1.2.54. <i>Rhamdia depressa</i> .....	25
1.2.55. <i>Rhamdia sacrificii</i> .....	26



1.2.56. <i>Rhamdia cabreræ</i> .....	26
1.2.57. <i>Rhamdia gilli</i> .....	26
1.2.58. <i>Pimelodus boucardi</i> .....	26
1.2.59. <i>Pimelodus brachycephalus</i> .....	27
1.2.60. <i>Pimelodus rogersi</i> .....	27
1.2.61. <i>Rhamdia heteracantha</i> .....	28
1.2.62. <i>Rhamdia underwoodi</i> .....	28
1.2.63. <i>Rhamdia barbata</i> .....	29
1.2.64. <i>Rhamdia regani</i> .....	29
1.2.65. <i>Rhamdia nasuta</i> .....	30
1.2.66. <i>Rhamdia branneri</i> .....	30
1.2.67. <i>Rhamdia voulezi</i> .....	30
1.2.68. <i>Rhamdia eigenmanniorum</i> .....	30
1.2.69. <i>Rhamdia mounseyi</i> .....	31
1.2.70. <i>Rhamdia holomelas rupununi</i> .....	31
1.2.71. <i>Rhamdia riojae</i> .....	31
1.2.72. <i>Rhamdia ortonii</i> .....	32
1.2.73. <i>Rhamdia microps</i> .....	33
1.2.74. <i>Rhamdia guairensis</i> .....	34
1.2.75. <i>Rhamdia pubescens</i> .....	35
1.2.76. <i>Silurus rivularis</i> .....	34
1.2.77. <i>Silurus novemradiatus</i> .....	34
1.2.78. <i>Rhamdia micayi</i> .....	34
1.2.79. <i>Caecorhamdia urichi</i> .....	35
1.2.80. <i>Rhamdia alfaroi</i> .....	35
1.2.81. <i>Rhamdia guatemalensis muriei</i> .....	35
1.2.82. <i>Rhamdia amatitlanensis</i> .....	35
1.2.83. <i>Rhamdia guatemalensis decolor</i> .....	36
1.2.84. <i>Rhamdia guatemalensis stygaea</i> .....	36
1.2.85. <i>Rhamdia saijaensis</i> .....	36
1.2.86. <i>Rhamdella wolffi</i> .....	37

1.2.87. <i>Rhamdia duquei</i> .....	37
1.2.88. <i>Rhamdia sebae martyi</i> .....	37
1.2.89. <i>Nannorhamdia benedettii</i> .....	37
1.2.90. <i>Rhamdia lehmanni</i> .....	38
1.2.91. <i>Rhamdia luigiana</i> .....	38
1.2.92. <i>Rhamdia laticauda typhla</i> .....	38
1.2.93. <i>Rhamdia reddelli</i> .....	38
1.2.94. <i>Brachyrhamdia marthae</i> .....	39
1.2.95. <i>Rhamdia zongolicensis</i> .....	39
1.2.96. <i>Rhamdia itacaiunas</i> .....	39
1.2.97. <i>Rhamdia jequitinhonha</i> .....	40
1.2.98. <i>Rhamdia xetequepeque</i> .....	40
1.2.99. <i>Rhamdia macuspanensis</i> .....	40
1.2.100. <i>Rhamdia laluchensis</i> .....	40
1.2.101. <i>Rhamdia guasarensis</i> .....	41
1.2.102. <i>Rhamdia enfurnada</i> .....	41
1.2.103. Espécies de <i>Rhamdia</i> consideradas <i>insertis sedes</i> .....	41
1.2.103.1.1. <i>Silurus erythropterus</i> .....	41
1.2.103.1.2. <i>Silurus quadrimaculatus</i> .....	42
1.2.103.1.3. <i>Pimelodus argentinus</i> .....	43
1.2.103.1.4. <i>Pimelodus velifer</i> .....	43
1.2.103.1.5. <i>Pimelodus namdia</i> .....	43
1.2.103.1.6. <i>Rhamdia javanica</i> .....	44
1.2.103.1.7. <i>Silurus sapipoca</i> .....	44
1.2.103.1.8. <i>Rhamdia schomburgkii</i> .....	44
1.3. Silfvergrip (1996) e a sua revisão do gênero <i>Rhamdia</i> .....	45
2. Objetivos.....	49
3. Material e métodos.....	50
3.1. Amostras.....	50
3.2. Procedimentos moleculares.....	54
3.2.1. Análise dos dados.....	56

3.3. Procedimientos morfológicos.....	57
4. Capítulo 1.....	62
Abstract.....	63
Introduction.....	63
Material and Methods.....	66
Results.....	69
Discussion.....	78
References.....	82
5. Capítulo 2.....	99
Abstract.....	100
Introduction.....	101
Material and Methods.....	103
Results.....	105
Discussion.....	106
References.....	113
6. Capítulo 3.....	130
Abstract.....	131
Introduction.....	131
Material and Methods.....	132
Results.....	139
Discussion.....	157
References.....	168
7. Capítulo 4.....	170
Abstract.....	171
Introduction.....	171
Material and Methods.....	172
Results.....	178
Discussion.....	223
References.....	229
8. Capítulo 5.....	253
Abstract.....	254

Introduction.....	254
Material and Methods.....	254
Results.....	255
Discussion.....	260
References.....	262
9. Considerações finais.....	267
10. Referências.....	268

## Resumo

As espécies de *Rhamdia* estão distribuídas por toda a região Neotropical. Muitas espécies foram descritas, adicionadas ou revalidadas após a descrição do gênero, resultando em mais de 100 nomes associados à *Rhamdia*. Independentemente do grande número de espécies, há apenas uma revisão taxonômica das espécies do gênero publicada. Esta revisão concluiu que *Rhamdia* é composta por apenas 11 espécies válidas entre mais de 100 nomes disponíveis. Atualmente, 27 espécies estão listadas para este gênero. A maior complexidade e diversidade não resolvida entre as espécies de *Rhamdia* estão associadas à *Rhamdia quelen*, que possui 47 espécies nominais sob sinonímia. *Rhamdia quelen* tem uma ampla distribuição geográfica, do México à Argentina, sendo reconhecida como um grande complexo de espécies. Para resolver os problemas que envolvem esse complexo, nessa pesquisa é proposta uma análise da diversidade genética de populações relacionadas à *R. quelen*. Portanto, foram utilizadas amostras de toda a distribuição da espécie e foram empregados quatro marcadores moleculares: os genes COI e CytB do mtDNA e os genes RAG2 e MyH6 do nDNA. Para essa análise, as relações filogenéticas foram inferidas por Inferência Bayesiana. Os resultados indicam que este gênero é um grupo monofilético bem suportado e os espécimes de *Rhamdia* são distribuídos em dois grandes clados: o clado denominado de Mesoamerican e o clado denominado de South-American. O clado Mesoamerican é formado por *R. guatemalensis* e *R. cinerascens* sendo *R. quelen* restrita à América do Sul. O clado *South-American* é dividido em três grupos principais, denominados de clado *Amazon*, clado *Upper-Amazon* e clado *Brazilian-Shield*. O clado *Brazilian-Shield* é composto por dois grupos principais, denominados de clado *Continental* e clado *Atlantic Coastal*, sendo o último dividido no clado *Atlantic Lowland* e no clado *Atlantic Highland*. As linhagens obtidas foram analisadas morfolologicamente, de modo que puderam ser redescritas sete espécies da sinonímia de *Rhamdia quelen* e foram descritas cinco novas espécies, elevando a diversidade do gênero para inimagináveis trinta e sete espécies válidas.

## Abstract

The species of *Rhamdia* are distributed throughout the Neotropical region. Several species have been described, transferred, synonymized or revalidated after the description of the genus, resulting in more than 100 nominal names associated with *Rhamdia*. Regardless the large number of species, there is only one taxonomic revision of the species of the genus published about 20 years ago. This revision concluded that *Rhamdia* contains only 11 valid species among more than 100 available names. Currently, 27 species are recognized for the genus. The largest complexity and unresolved diversity among *Rhamdia* species is associated to *Rhamdia quelen* that have 47 nominal species as junior synonyms. *Rhamdia quelen* has a wide geographic distribution, from Mexico to Argentina, and it has been recognized as a large species complex. In an attempt to resolve the issues related to this species complex, an analysis of the genetic diversity of populations related to the *R. quelen* is proposed in this research. Therefore, samples throughout the *R. quelen* distribution and four molecular markers were used: the genes COI and CytB of mtDNA and the genes RAG2 and MyH6 of nDNA. For this analysis, phylogenetic relationships were inferred by Bayesian Inference using a gene and a species tree approaches. The results indicate that this genus is a well-supported monophyletic group and the species of *Rhamdia* are distributed in two large clades: Mesoamerican clade and South-American clade. The Mesoamerican clade is formed by *R. guatemalensis* and *R. cinerascens* and the *R. quelen* would be restricted only to South America. The South American clade is divided into three main groups: the Amazon clade, the Upper-Amazon clade and the Brazilian-Shield clade. The Brazilian Shield clade is composed of two major groups, the Continental Clade and the Atlantic coastal clade, being the last one divided in the highland Atlantic coastal clade and the lowland Atlantic coastal clade. The lineages obtained were here morphologically analyzed, so that seven synonyms of *Rhamdia quelen* were revalidated and redescribed and five new species were described, bringing the diversity of the genus to thirty-seven species.

## 1. Introdução

### 1.1. A ordem Siluriformes e a família Heptapteridae

Os peixes da ordem Siluriformes são conhecidos popularmente como bagres e cascudos, são um grupo de peixes cosmopolitas podendo ser encontrados tanto em águas continentais como em ambientes marinhos. A ordem é reconhecida como o segundo grupo de peixes mais diverso: atualmente possui 38 famílias relacionadas e 3844 espécies válidas (Eschmeyer et al., 2017). A verdadeira diversidade do grupo é subestimada, visto que nos últimos 10 anos 666 espécies foram descritas (Eschmeyer et al., 2017) e estima-se que existam cerca de 1700 espécies não descritas para o grupo (Sabaj et al., 2004).

Entre as famílias da ordem, Heptapteridae chama a atenção por ser a sétima em número de espécies, com 212 espécies válidas distribuídas em 24 gêneros (Eschmeyer et al., 2017). É um grupo endêmico da região neotropical e suas espécies ocupam todos os ambientes de águas continentais, sendo componentes importantes das regiões de cabeceiras dos rios da América do sul e central (Bockmann, 1998). Os peixes que compõe a família costumam ser pequenos e de médio porte, dificilmente ultrapassando 200 mm de comprimento (Bockmann, 1998).

A situação taxonômica da família foi por muito tempo confusa e controversa, a história começa com o reconhecimento por Lundberg & McDade (1986) de um grupo monofilético dentro da família Pimelodidae. Esse grupo era formado por 13 gêneros: *Brachyglanis* Eigenmann, 1912, *Brachyrhamdia* Myers, 1927, *Cetopsorhamdia* Eigenmann & Fisher, 1916, *Goeldiella* Eigenmann & Norris, 1900, *Heptapterus* Bleeker, 1858, *Imparfinis* Eigenmann & Norris, 1900, *Myoglanis* Eigenmann, 1912, *Nannorhamdia* Regan, 1913, *Pariolius* Cope, 1872, *Pimelodella* Eigenmann & Eigenmann, 1888, *Rhamdella* Eigenmann & Eigenmann 1888, *Rhamdia* Bleeker 1858 e *Typhlobagrus* Miranda Ribeiro 1907. Posteriormente Lundberg et al. (1991) dividem a família Pimelodidae em três grandes clados, reconhecidos por ele como as subfamílias Pimelodinae (é família Pimelodidae propriamente dita), Pseudopimelodinae (futura família Pseudopimelodidae) e Rhamdiinae (futura família

Heptapteridae). A subfamília Rhamdiinae de Lundberg et al. (1991) era composta por 26 gêneros: *Rhamdia* Bleeker 1858, *Pimelodella* Eigenmann & Eigenmann 1888, *Rhamdella* Eigenmann & Eigenmann 1888, *Brachyrhamdia* Myers 1927, *Typhlobagrus* Miranda Ribeiro 1907, *Caecorhamdia* Norman 1926, *Caecorhamdella* Borodin 1927, *Goeldiella* Eigenmann & Norris 1900, *Cetopsorhamdia* Eigenmann & Fisher 1916, *Nannorhamdia* Regan 1913, *Horiomyzon* Stewart 1986, *Brachyglanis* Eigenmann 1912, *Myoglanis* Eigenmann 1912, *Leptorhamdia* Eigenmann 1912, *Acentronichthys* Eigenmann & Eigenmann 1889, *Chasmocranus* Eigenmann 1912, *Imparales* Schultz 1944, *Leptorhamdia* Eigenmann 1912, *Medemichthys* Dahl 1961, *Nemuroglanis* Eigenmann & Eigenmann 1889, *Pariolius* Cope 1872, *Phenacorhamdia* Dahl 1961, *Gladioglanis* Ferraris & Mago-Leccia 1989, *Phreatobius* Goeldi 1905 e *Rhamdiopsis* Haseman 1911. Então, Pinna (1991) apresenta uma reconstrução filogenética da ordem Siluriformes. Neste estudo, o autor reconhece o monofiletismo das três subfamílias reconhecidas por Lundberg et al. (1991), elevando ao status de família estes três grupos e reconhecendo pela primeira vez a família Rhamdiidae (Heptapteridae). Silfvergrip (1996) atenta para a questão de prioridade de nomes, e troca o nome da família Rhamdiidae para Heptapteridae, como é reconhecida até hoje.

Bockmann (1998), em sua tese de doutorado, faz uma revisão completa da família Heptapteridae e uma abordagem filogenética baseada em caracteres morfológicos. Nesse estudo foram propostos 11 gêneros novos para a família, cujos nomes não estão disponíveis por não atendermos critérios de publicação e disponibilidade do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Além destes, são reconhecidos 23 gêneros válidos: *Acentronichthys* Eigenmann & Eigenmann, 1889; *Brachyglanis* Eigenmann, 1912; *Cetopsorhamdia* Eigenmann & Fisher, 1916; *Chasmocranus* Eigenmann, 1912; *Gladioglanis* Ferraris & Mago-Leccia, 1989; *Goeldiella* Eigenmann & Norris, 1900; *Heptapterus* Bleeker, 1858; *Horiomyzon* Stewart, 1986; *Imparfinis* Eigenmann & Norris, 1900; *Leptorhamdia* Eigenmann, 1918; *Mastiglanis* Bockmann, 1994; *Myoglanis* Eigenmann, 1912; *Nannoglanis* Boulenger, 1887; *Nemuroglanis* Eigenmann & Eigenmann, 1889; *Pariolius* Cope, 1872; *Phenacorhamdia* Dahl, 1961; *Phreatobius* Goeldi, 1905; *Pimelodella* Eigenmann & Eigenmann, 1888; *Rhamdella* Eigenmann & Eigenmann, 1888; *Rhamdia* Bleeker, 1858; *Rhamdioglanis* Ihering, 1907; *Rhamdiopsis* Haseman, 1911; e *Taunayia* Ribeiro, 1918.



## 1.2. O gênero *Rhamdia*

Dentro da família Heptapteridae o gênero *Rhamdia* chama muito atenção. Conhecidos no Brasil como jundiás, esses peixes apresentam uma relativa importância para a pesca esportiva e uma considerável importância econômica para sistemas de piscicultura. Esse grupo de peixes possui uma grande diversidade e uma longa, rica e conturbada história taxonômica.

*Rhamdia* foi descrita por Bleeker em 1858, e desde então mais de 100 nomes foram adicionados ou descritos para o gênero. *Rhamdia* foi criado para agrupar as seguintes espécies: *Heterobranchus sextentaculatus* Spix & Agassiz, 1829, *Pimelodu sgracilis* Valenciennes 1840, *Pimelodus hilarii* Valenciennes 1840, *Pimelodus pati* Valenciennes 1840, *Pimelodus pentlandii* Valenciennes 1840, *Pimelodus quelen* Quoy & Gaimard 1824, *Pimelodus sapo* Valenciennes 1840, *Pimelodus sebae* Cuvier, 1829 e *Pimelodus laukidi* Bleeker, 1858. A diagnose original do gênero era breve e muito superficial: Duas nadadeiras dorsais, a anterior raiada, a posterior adiposa; nadadeira anal de tamanho médio; sem dentes no vomer e no palato; seis barbilhões; membrana branchiostegal com 7-9 raios; espinho da nadadeira dorsal muito fino; escudo principal da cabeça evidente; narinas não tubulares ou com válvulas; nadadeira adiposa longa; nadadeira caudal bilobada.

O histórico do gênero é tão conturbado que até a espécie tipo foi alvo de muito debate. Alguns autores consideram *Pimelodus quelen* como a espécie tipo (Eigenmann & Eigenmann, 1888, Eigenmann & Fisher, 1916; Eigenmann & Allen, 1942), outros reconhece a espécie *Pimelodus sebae* (Gill, 1861). Bleeker na descrição do gênero não designou um táxon para tal, que só foi escolhida em 1861 por Gill: a espécie *Pimelodus sebae*.

No mesmo ano em que Bleeker (1858) descrevia o gênero *Rhamdia*, Gill (1858) descrevia o gênero *Pimelotus*, sinônimo de *Rhamdia*. A descrição de Gill (1858) era muito mais completa, passando por diversos aspectos morfológicos do grupo. Gill (1862), alguns anos mais tarde, reconhece que o trabalho de descrição do gênero *Rhamdia* de Bleeker foi publicado um mês antes. Dessa forma, o autor recomenda o uso o nome *Rhamdia*, tornando *Pimelotus* um sinônimo.

De certa forma, *Rhamdia* demorou a ser aceito. Günther (1860, 1864, 1866, 1868) não reconhece o gênero. O autor descreve 16 espécies relacionadas à *Rhamdia*, todas descritas como *Pimelodus*. Outros autores, como Troschel (1865), Cope (1866, 1878), Steindachner (1876) e Boulenger (1887) seguem o mesmo que Günther, não reconhecendo o gênero em

suas descrições de espécies relacionadas à *Rhamdia*. Apenas Gill (1870), durante esse período, reconhece o gênero como válido.

A situação relacionada à validade e reconhecimento do gênero *Rhamdia* foi solucionada por Eigenmann & Eigenmann (1888). Os autores descrevem cinco novas espécies, inserindo 25 espécies no gênero e considerando o gênero *Rhamdella* como subgênero de *Rhamdia*. O grupo era composto pelas espécies: *Rhamdia breviceps*, *Rhamdia schomburgkii*, *Rhamdia bathyurus*, *Rhamdia obesa*, *Rhamdia sebae*, *Rhamdia foina*, *Rhamdia humilis*, *Rhamdia cinerascens*, *Rhamdia pentlandii*, *Rhamdia quelen*, *Rhamdia multiradiatus*, *Rhamdia sapo*, *Rhamdia hilarii*, *Rhamdia wagneri*, *Rhamdia longicauda*, *Rhamdia dorsalis*, *Rhamdia poeyi*, *Rhamdia tenella*, *Rhamdia microcephala*, *Rhamdia notata*, *Rhamdia eriarcha*, *Rhamdia exsudans*, *Rhamdia jenynsii*, *Rhamdia parryi* e *Rhamdia minuta*.

Algumas redescrições de *Rhamdia* foram feitas ao longo do tempo. Jordan & Evermann (1896) descrevem o gênero da seguinte forma: Bagre de água-doce sem dentes no vomer; nadadeira adiposa mais ou menos alongada; focinho bastante largo, não pronunciado; barbilhão afilado e levemente achatado, sem membranas nas bordas; cabeça não especialmente alargada; processo occipital pequeno ou insignificante; não alcançando a placa dorsal; a fontanela tem desenvolvimento favorável, curta nas espécies típicas, não continuada além dos olhos, exceto nos jovens, em que há geralmente duas pontes ósseas através da fontanela, a primeira atrás dos olhos, a outra em frente ao occipital; as depressões por trás dessas pontes são persistentes, nos adultos a fontanela se torna obliterada. Eigenmann & Eigenmann (1890) reconhece os indivíduos de *Rhamdia* seguindo os seguintes caracteres: Os jovens dessas espécies geralmente tem a fontanela que se estende até a base do occipital. Processo com uma ponte atrás do olho e outro em Frente do osso occipital. A fontanela occipital às vezes permanece no adulto como um poço superficial a partir do qual os nervos da porção posterior da cabeça irradiam. Segundo Fowler (1906) *Rhamdia* é reconhecido pelas seguintes características: corpo alongado; focinho não muito pronunciado; boca terminal ou subterminal, mandíbulas com dentes viliformes em bandas, palato desdentado, narinas distantes umas das outras, sem barbilhões nasais, seis barbilhões, processo occipital que não se estende para a nadadeira dorsal. Nadadeira dorsal com espinho flexível e delgado com 5-8 raios ramificados; nadadeira adiposa longa; nadadeira anal curta ou de comprimento moderado; nadadeiras ventrais com seis raios. Eigenmann & Fisher (1917) redescrevem *Rhamdia* seguindo os seguintes caracteres: fontanela terminando no nível dos olhos; processo occipital que não atinge a placa dorsal; parte superior da cabeça fechada na pele, não

granulada; cabeça mais longa do que ampla, focinho não pronunciado; barbilhão afilado ou plano. Fontanelas obsoletas, occipital obsoleto; margem orbital livre. Hildebrand (1938) reconhece como principais caracteres diagnósticos do gênero: o espinho da nadadeira dorsal fraco e flexível; o processo occipital curto que não atinge a placa dorsal; a margem orbital livre; a nadadeira adiposa bastante longa ao longo do dorso. As descrições antigas do gênero eram muito genéricas e confusas, utilizando caracteres que ocorrem em outros grupos de siluriformes, pouco servindo para a diagnose correta de *Rhamdia*.

Mais recentemente, Silfvergrip (1996) apresenta a primeira revisão taxonômica para o gênero, nesse estudo o autor diagnostica *Rhamdia* da seguinte forma: *Rhamdia* é distinguível de outros Siluriformes por apresentar o conjunto dos seguintes caracteres: três pares de barbilhões, sem dentes no vômer; lábio com dobra dupla; o processo posterior da quarta parapófise expandiu-se distalmente com uma grande e várias pequenas dentações; processo supraoccipital livre de placa supraneural; borda da órbita livre; nadadeira adiposa com margem livre posterior; fontanela posterior fechada; processo pós-cleito (umeral) bem desenvolvido. Além da diagnose adequada para o gênero, Silfvergrip também descreve a morfologia de *Rhamdia* com uma excelente precisão de detalhes. Bockmann (1998), em sua revisão da família Heptapteridae, realizou uma análise filogenética dos gêneros da família e diagnostica *Rhamdia* da seguinte forma: região posterior do crânio, sobre a região mediana da fontanela posterior ossificada e processo uncinado do hipobranquial 1 ausente. Diferentes das antigas descrições e diagnoses de *Rhamdia*, as diagnoses modernas são suficientes para a distinção e reconhecimento do gênero.

Ao longo da história de *Rhamdia*, diferentes autores descreveram 111 espécies nominais referentes ao gênero (Eschmeyer et al., 2017). Logo abaixo, será apresentado um breve histórico de cada um desses nomes, onde será apresentada a atual situação de cada táxon:

#### 1.2.1. *Rhamdia quelen*:

A primeira espécie de *Rhamdia* propriamente descrita foi *Pimelodus quelen*, descrita por Quoy & Gaimard (1824). Como todas as descrições da época, ela é sucinta e muito vaga, sendo pouco informativa para a definição da espécie, o que contribuiu para Silfvergrip (1996) cometer o grande erro de sinonimizar mais de 40 espécies dentro de *R. quelen*.

O equívoco cometido por Silfvergrip (1996) começa com a confusão feita em relação à

localidade tipo da espécie. Na descrição original é definido que *R. quelen* é originária do Brasil, porém a localidade certa foi sempre motivo de debates (Fowler, 1951; Burges, 1989; Mees, 1974; Silfvergrip, 1996). Valenciennes em 1840 aponta que *R. quelen* teria origem em Montevideu, Uruguai. Entre 1821-1829, o Uruguai fazia parte do território Brasileiro (Fitzgibbon, 1954), motivo pelo qual tenha suscitado discussões quanto à origem desse táxon. O que nunca foi levado em consideração sobre a origem de *Rhamdia quelen* é a lista em anexo em Freycinet (1824). No final da publicação existe uma lista de todos os táxons descritos e a localidade de onde provém, ficando evidente que a localidade tipo de *R. quelen* é a baía do Rio de Janeiro, hoje conhecida como Baía de Guanabara. De acordo com essa lista é muito provável que *R. quelen* seja originária do rio Macacu, como as outras espécies descritas nessa publicação e provenientes de tributaries da baía de Guanabara.

Além da descrição original pobre e os problemas de identificação da localidade tipo, o holótipo de *R. quelen* se encontra perdido (Silfvergrip, 1996; Ferraris, 2007). Dessa forma, Silfvergrip (1996) designou um neótipo para espécie.

#### 1.2.2. *Heterobranchus sextentaculatus*

*Heterobranchus sextentaculatus* Spix & Agassiz 1829 foi coletada “*Brasiliae aequatorialis fluviis*”, em tradução livre: rios equatoriais do Brasil. A série tipo está destruída e Silfvergrip (1996) designou o exemplar NRM 16090 como neótipo de *R. quelen* e de *Heterobranchus sextentaculatus*. A espécie foi sinonimizada em *P. quelen* por Valenciennes (1840). Foi sinonimizada em *R. quelen* por Eigenmann & Eigenmann (1888) e mantida como sinônimo por Silfvergrip (1996). É muito difícil definir quem é essa espécie, a localidade tipo é indecifrável, os pesquisadores percorreram toda a América do Sul, e o tipo não existe.

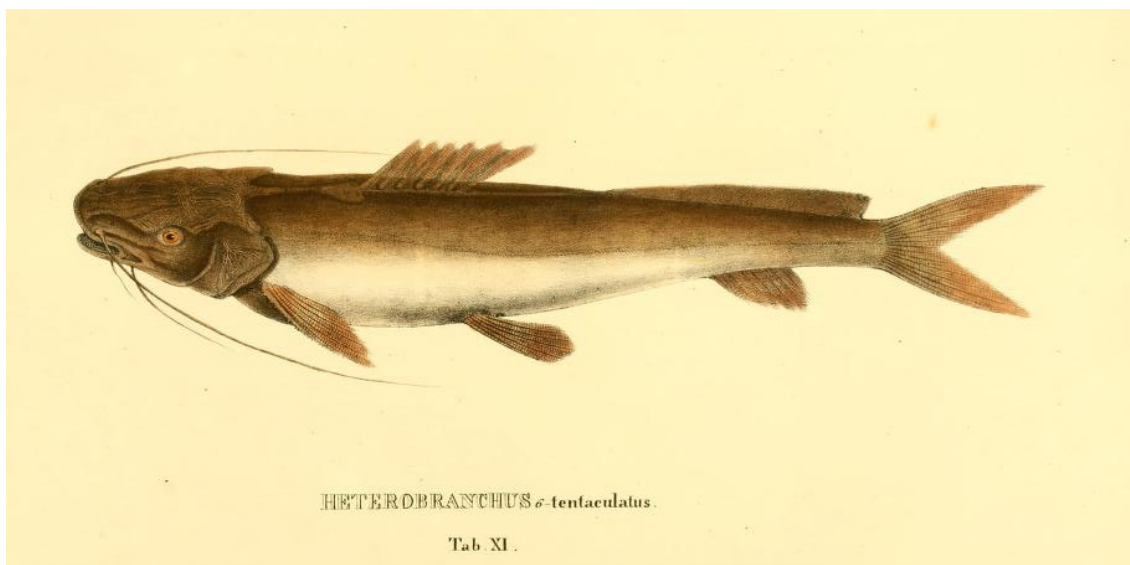


Figura 1: Ilustração original de *Heterobranchus sextentaculatus* por Spix (1829).

#### 1.2.3. *Pimelodus sebae*

*Pimelodus sebae* foi mencionado pela primeira vez por Cuvier (1829) em uma nota de rodapé em alusão a ilustração de Seba (1759), naturalista que ilustrou em sua obra muitas espécies coletadas no Suriname. Portanto, o exemplar ilustrado por Seba deve ser considerado o holótipo dessa espécie (ICZN, 72.5.6. In the case of a nominal species-group taxon based on an illustration or description, or on a bibliographic reference to an illustration or description, the name-bearing type is the specimen or specimens illustrated or described, and not the illustration or description itself). Dessa forma, o Suriname é a localidade tipo para este táxon. Pouco tempo após o manuscrito de Cuvier (1829), Valenciennes (1840) redescrive formalmente *P. sebae*, usando espécimes do Suriname, da Guiana Inglesa, da Argentina, do Equador e do Rio de Janeiro (Brasil), transformando *P. sebae* em uma espécie com uma grande distribuição geográfica. *Pimelodus sebae* foi redescrito diversas vezes (Günther 1964; Steindachner 1879; Eigenmann & Eigenmann 1888; Miranda-Ribeiro 1907) e todos os estudos apresentaram problemas quanto à definição de sua distribuição geográfica. Foram Eigenmann & Eigenmann (1888) que inseriram *P. sebae* em *Rhamdia*.

Silfvergrip (1996) designou o espécime ilustrado por Seba como holótipo e o definiu como perdido. Silfvergrip (1996) sinonimizou *R. sebae* em *R. quelen*.

#### 1.2.4. *Pimelodus hilarii*

*Pimelodus hilarii* foi descrito por Valenciennes (1840), esta espécie é originária da

bacia do rio São Francisco. Foi coletada por Saint Hilaire possivelmente no rio Pacuí (alto rio São Francisco) (Silfvergrip, 1996). Existem quatro síntipos dessa espécie depositados no Museu de História Natural de Paris (MNHN), três deles estão taxidermizados e são provenientes da bacia do rio São Francisco. O quarto está em álcool e é proveniente de Montevidéu (Uruguai), porém seu estado de conservação não permite ser examinado. Silfvergrip (1996) designou o espécime A9415, do rio São Francisco, como lectótipo para o táxon.

Essa espécie foi redescrita três vezes: por Günther (1864), Lütken (1875). Eigenmann & Eigenmann (1890), Evermann & Kendall (1907) e Miranda Ribeiro (1911). Lütken (1875) foi quem inseriu *R. hilarii* em *Rhamdia*. Silfvergrip (1996) sinonimiza essa espécie em *R. quelen*, porque de acordo com seus resultados as medidas, dados merísticos e outras características cabem na sua descrição da espécie.

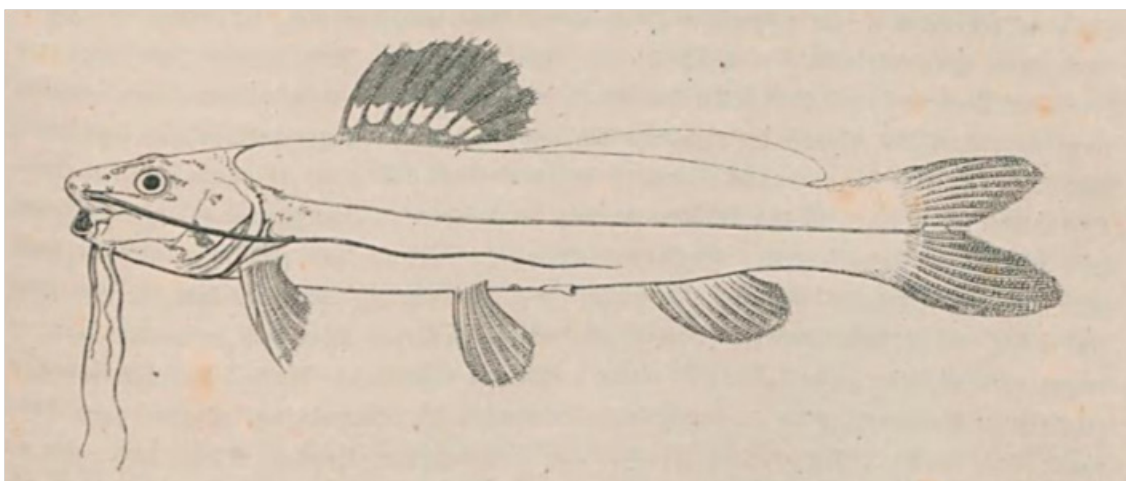


Figura 2: Ilustração da redescrição de *R. hilarii* por Lütken (1875).

#### 1.2.5. *Pimelodus sapo*

*Pimelodus sapo* foi descrito por Valenciennes (1840) e coletado originalmente em Buenos Aires, Argentina, por D'Orbigny. O táxon possui um único espécime na série tipo, o holótipo MNHN 1576, depositado na coleção do Museu de História Natural de Paris (MNHN).

A espécie foi redescrita seis vezes: Kner (1858); Günther (1864), usando espécimes do rio da Prata; Steindachner (1868), usando espécimes de Montevidéu; Hensel (1870), usando espécimes do lago Guaíba; Steindachner (1876) de novo, usando espécimes do rio da Prata; Eigenmann & Eigenmann (1890), utilizando espécimes do Rio Grande do Sul e por Miranda



Ribeiro (1911), que utilizou espécimes do lago Guaíba; e por Eigenmann & Fisher (1917). Foi inserida em *Rhamdia* por Bleeker (1858). Silfvergrip (1996) sinonimiza *R. sapo* em *R. quelen*.

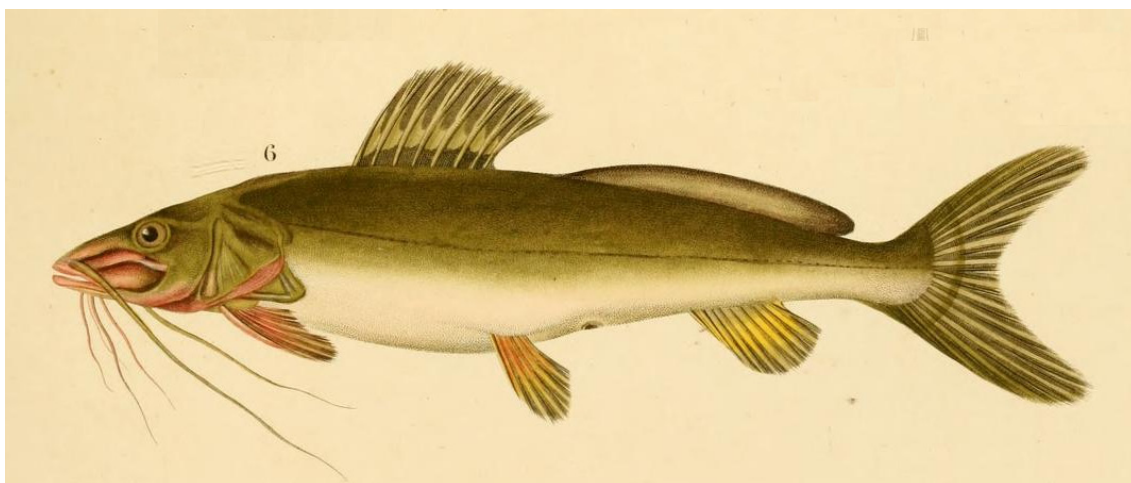


Figura 3: Ilustração de *Rhamdia sapo* retirado de Valenciennes (1840), ilustrado por Paul Louis Oudart.

#### 1.2.6. *Pimelodus pentlandii*

*Pimelodus pentlandii* foi descrito por Valenciennes (1840) e coletado pelo Sr. Pentland no rio Apurímac, tributário da porção alta do rio Ucayali. Os síntipos dessa espécie estão depositados no Museu de História Natural de Londres (BMNH). Silfvergrip (1996) escolheu o espécime BMNH 1862.11.15:11 como lectótipo.

Essa espécie foi redescrita por Günther (1864), Steindachner (1976), Steindachner (1882) e Eigenmann & Eigenmann (1888) que inseriram a espécie em *Rhamdia*. Diferindo muito de *R. quelen* por apresentar a cabeça e a nadadeira adiposa muito curta, essas características fizeram Silfvergrip (1996) cogitar em não sinonimizar esse táxon. Porém, a falta de mais espécimes para uma melhor análise, determinou com que essa espécie fosse sinonimizada em *R. quelen*.

#### 1.2.7. *Pimelodus arekaima*

*Pimelodus arekaima* foi descrito por Jardine (1841), foi coletado no alto rio Essequibo. Não existe tipo conhecido, apenas a ilustração e descrição original. Günther (1864) sinonimiza a espécie em *Callophysus lateralis*. Eigenmann & Eigenmann (1888) sinonimizam este táxon em *Rhamdia multiradiatus* de acordo com a descrição original desconsiderando a ilustração, que de acordo com os autores não teria correspondência. Miranda Ribeiro (1911)

considera a espécie válida como *Rhamdia arekaima*, também reconhecida por Burgess (1989). Considerada espécie *inquirenda* no gênero *Leiarius* (Pimelodidae) por Lundberg & Littmann (2003) e Ferraris (2007). Não faz parte do gênero *Rhamdia*.

#### 1.2.8. *Pimelodus steglichii*

*Pimelodus steglichii* foi descrito por Müller & Troschel (1848) e é proveniente da Guiana. Existem quatro síntipos dessa espécie depositados no Museu de Zoologia de Berlim (ZMB), e um no Museu de Historia Natural de Londres (BMNH). Silfvergrip (1996) designou o lote ZMB 3043 como lectótipo dessa espécie.

Günther (1859) redescreveu a espécie usando um exemplar do Suriname e outro da região de Demerara, Guiana. Eigenmann & Eigenmann (1888) sinonimizaram a espécie em *R. sebae*. Silfvergrip (1996) sinonimiza essa espécie em *R. quelen*.

#### 1.2.9. *Pimelodus sellonis*

*Pimelodus sellonis* foi descrito por Müller & Troschel (1849). De acordo com sua descrição é originário do Brasil, sem especificar a localidade mais precisamente. O holótipo dessa espécie está depositado no Museu de Zoologia de Berlim (ZBM), tombado com o número de lote ZBM 3041. Esse exemplar foi coletado por Friedrich Sellow, cuja campanha foi bem detalhada por Papavero (1971), porém é impossível determinar a localidade exata de coleta desse exemplar. Essa espécie foi sinonimizada em *R. quelen* por Eigenmann & Eigenmann (1888). De acordo com a última revisão de Silfvergrip (1996), esse táxon continua sendo sinônimo de *R. quelen*.



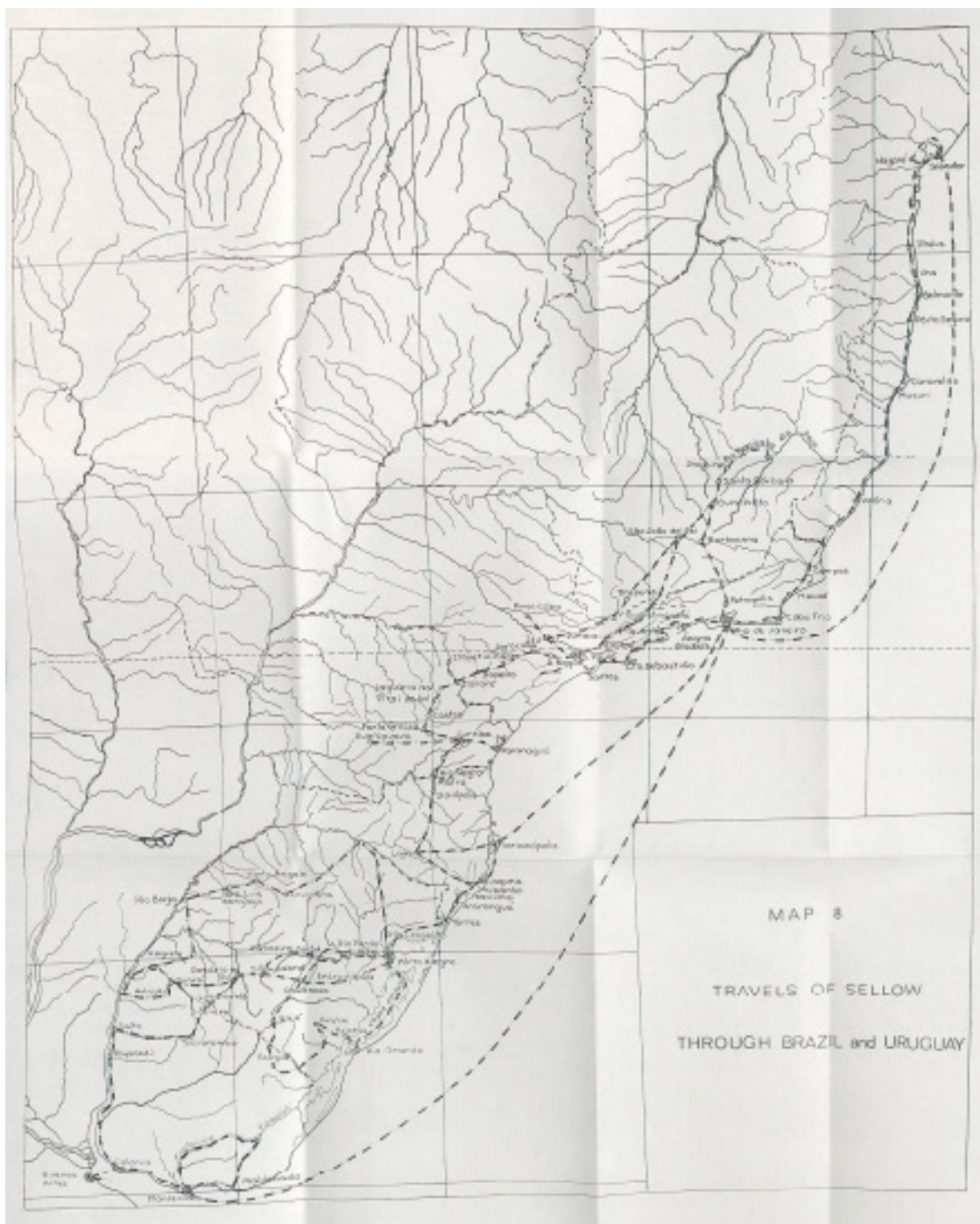


Figura 4: Rota percorrida por Sellow em 1814 de acordo com Papavero (1971).

#### 1.2.10. *Pimelodus deppei*

*Pimelodus deppei* foi descrito por Müller & Troschel (1849), foi coletado por Ferdinand Deppe. Na descrição original é definido como proveniente da “Sandwich-Inseln”, o

problema é que essa ilha fica no Havaí, EUA. Essa espécie na verdade é proveniente do sul do México (Stresemann, 1954; Silfvergrip, 1996). Existem dois sítipos depositados no Museu de Zoologia de Berlim com os números de tombo ZMB 3046 e ZMB 3047. Silfvergrip (1996) designa o espécime ZMB 3046 como lectótipo. Essa espécie foi redescrita por Günther (1864). Silfvergrip (1996) sinonimiza *P. deppei* em *R. quelen* por apresentar serras nos dois lados do espinho da nadadeira peitoral.

#### 1.2.11. *Pimelodus musculus*

*Pimelodus musculus* foi descrito por Müller & Troschel (1849) e a localidade tipo é a América (demasiadamente abrangente). O holótipo está depositado no Museu de Zoologia de Berlim identificado como ZMB 3048. Esta espécie foi sinonimizado por Günther (1864) em *Pimelodus muelleri* e posteriormente foi sinonimizada em *R. sebae* por Eigenmann & Eigenmann (1888). O espécime tipo está em péssimo estado de conservação, motivo pelo qual Silfvergrip (1996) sinonimizou esta espécie em *R. quelen*, mesmo reconhecendo que ela possuía características possíveis de ser sinonimizada em *R. muelleri*.

#### 1.2.12. *Pimelodus foina*

*Pimelodus foina* foi descrito por Müller e Troschel (1849), coletado por Schomburgk na região de Takutu, Guiana. O holótipo ZMB 3039 está depositado no Museu de Zoologia de Berlim. Foi redescrita por Günther (1864), por Eigenmann & Eigenmann (1888), que também a inseriram em *Rhamdia*, e por Silfvergrip (1996). É considerada uma espécie válida, ocorrendo nas bacias dos rios Essequibo e Amazonas.

#### 1.2.13. *Pimelodus breviceps*

*Pimelodus breviceps* foi descrito por Kner (1858), coletado na região de Marabitanos, Brasil. O holótipo NMW 45615 está depositado no museu de História Natural de Viena, Áustria. Gill (1858) redescrive esta espécie e a coloca em *Pseudopimelodus* Bleeker (1858). Foi redescrita por Günther (1864) como *Pimelodus breviceps*, sendo redescrita e inserida em *Rhamdia* por Burgess (1989) e Eigenmann & Eigenmann (1888). Hoje está validada como *Pimelodella breviceps* (Kner 1858) (Bockmann & Guazzelli 2003, Ferraris 2007). Ocorre no alto rio Negro, bacia do rio Amazonas, Brasil.

#### 1.2.14. *Pimelodus laticaudus*

*Pimelodus laticaudus* foi descrito por Kner (1858) e coletada no rio Jamapa, México. Os síntipos NMW 50554 foram depositados no museu de História Natural de Viena e estão perdidos. Foi redescrita por Günther (1864) como *P. laticaudus* e por Eigenmann & Eigenmann (1888) como *Rhamdella laticauda*, sendo alocada em *Rhamdia* por Miller (1984) e posteriormente redescrita como *R. laticauda* por Silfvergrip (1996). Recentemente foi realizado um estudo de sistemática e filogeografia de *Rhamdia* da América Central que incluí *R. laticauda* (Perdices et al., 2006). Hernandez et al. (2016) redescreve esse táxon que é considerado uma espécie válida. Ocorre em todas as bacias entre o México e o Panamá.

#### 1.2.15. *Pimelodotus wilsoni*

*Pimelodotus wilsoni* foi descrita por Gill (1858) e coletada em Trinidad. O holótipo USNM 5927 está depositado na coleção científica do Smithsonian Museum. Foi sinonimizada em *Rhamdia sebae kneri* por Eigenmann & Eigenmann (1888). Inserido em *Pimelodus* por Regan (1906). Este táxon foi considerado como *Rhamdia wilsoni* por Fowler (1915) e por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *Rhamdia quelen* por Silfvergrip (1996).

#### 1.2.16. *Rhamdia laukidi*

*Rhamdia laukidi* foi descrita por Bleeker (1858) na mesma publicação em que é descrito o gênero *Rhamdia*, tendo como localidades tipo os rios Essequibo e Demerara. Os síntipos desse táxon nunca foram preservados, portanto, Silfvergrip (1996) designa o espécime ANSP 174652 (depositado na coleção da Academia de Ciências da Filadélfia, EUA) como neótipo, a descrição original apresenta caracteres claros, permitindo o reconhecimento da espécie. A espécie foi redescrita por Silfvergrip (1996). Atualmente é considerada uma espécie válida, ocorrendo nas bacias dos rios Amazonas, Essequibo e Orinoco.

#### 1.2.17. *Pimelodus cinerascens*

*Pimelodus cinerascens* foi descrita por Günther (1860), tendo como localidade tipo a região de Esmeraldas, Equador. Os síntipos dessa espécie estão depositados no museu de História Natural de Londres (BMNH) e o lectótipo BMNH 1860.6.16.193 foi designado por Silfvergrip (1996). Foi redescrita por Günther (1864) e inserida em *Rhamdia* por Eigenmann & Eigenmann (1888). Foi sinonimizada em *R. wagneri* por Eigenmann & Eigenmann (1890) e em *R. quelen* por Silfvergrip (1996).

Perdices et al. (2002) realizou um estudo filogeográfico de *Rhamdia* da América Central e determinou que *R. cinerascens* é uma linhagem independente. Posteriormente Hernandez et al. (2015) redescrevem o táxon, tornando *R. cinerascens* uma espécie válida. Ocorre nos rios transandinos do Equador.

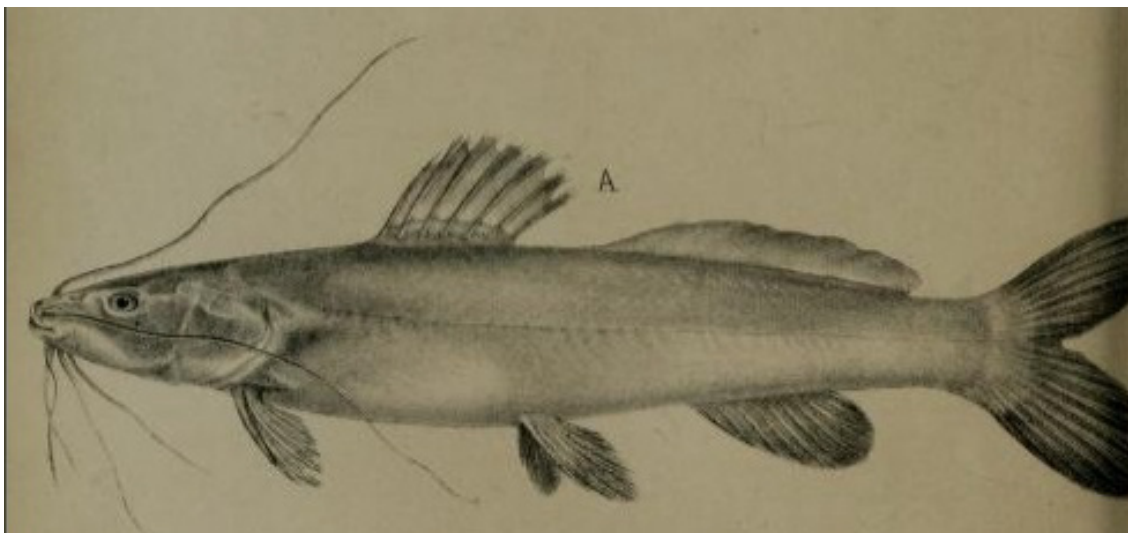


Figura 5: *Rhamdia cinerascens* ilustrada por G.H. Ford, publicado em Günther (1860).

#### 1.2.18. *Pimelodus muelleri*

*Pimelodus muelleri* foi descrito por Günther (1864), tendo como localidade tipo o rio Capim, estado do Pará, Brasil. Os síntipos foram depositados no Museu Britânico de História Natural de Londres. Miranda Ribeiro (1911) considera um sinônimo de *R. sebae*. Silfvergrip (1996) designou o lectótipo BMNH 1849.11.8.101 e redescreveu a espécie como *Rhamdia muelleri*. Atualmente é uma espécie válida. O táxon ocorre nas bacias dos rios Amazonas, Essequibo e Orinoco.

#### 1.2.19. *Pimelodus holomelas*

*Pimelodus holomelas* foi descrito por Günther (1864), coletado no rio Essequibo, Guiana. Os síntipos estão depositados no museu de História Natural de Londres. O lectótipo BMNH 1864.1.21.8 foi designado por Silfvergrip (1996).

Esta espécie foi sinonimizada em *R. sebae* por Miranda Ribeiro (1910). Günther (1864) considerava esta espécie relacionada à *R. muelleri*, porém conseguia diagnosticar as duas espécies pela nadadeira adiposa mais longa, barbilhão mais curto e cabeça mais longa em *P. holomelas*. Este táxon foi sinonimizado em *R. laukidi* por Silfvergrip (1996).

#### 1.2.20. *Pimelodus guatemalensis*

*Pimelodus guatemalensis* foi descrito por Günther (1864) e coletado por Salvin no rio Huamuchal, Guatemala. Os sítipos foram depositados no Museu Britânico de Historia Natural de Londres, o lectótipo BMNH 1864.1.26.210 foi selecionado por Silfvergrip (1996). Esta espécie foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Jordan & Evermann (1896). Foi redescrita por Regan (1908), por Behre (1928) e por Hildebrand (1938), sendo considerada espécie válida por Hubbs (1936), Greenfield et al. (1982), Miller (1984), Bussing (1987), Burgess (1989) e Espinosa Pérez et al. (1993). Foi sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996), alegando que suas características morfológicas eram idênticas a *R. quelen*.

Após Silfvergrip (1996), *R. guatemalensis* foi mantida sinonímia de *R. quelen* por Bichuette & Trajano (2005) e considerada como espécie válida por Greenfield & Thomerson (1997), Weber & Wilkens (1998), Bussing (1998), Romero & Paulson (2001), Wilkens (2001), Perdices et al. (2002), Weber et al. (2003). Porém, Bockmann & Guazzelli (2003) mantém *R. guatemalensis* em *R. quelen*. Nelson et al. (2004), Miller (2006), Scharpf (2006), Matamoros et al. (2009), McMahan et al. (2013), Page et al. (2013), Angulo et al. (2013), não reconhecem *R. guatemalensis* como sinônimo de *R. quelen*, e sim como espécie válida. Então, Hernández et al. (2015), em um estudo genético e morfológico redescreve a espécie e a torna válida. Ocorre por toda a região transandina.

#### 1.2.21. *Pimelodus wuchereri*

*Pimelodus wuchereri* foi descrito por Günther (1864), e coletado por Wucherer no estado da Bahia, Brasil. Os sítipos foram depositados no museu de História Natural de Londres, e o lectótipo BMNH 1864.1.19.18 foi designado por Silfvergrip (1996). Esse táxon foi inserido em *Rhamdia* e sinonimizado em *R. quelen* por Eigenmann & Eigenmann (1888). Silfvergrip (1996) mantém a espécie como sinônimo de *R. quelen*.

#### 1.2.22. *Pimelodus godmanni*

*Pimelodus godmanni* foi descrito por Günther (1864) utilizando uma série tipo de peixes coletados no México e nos rios San Geronimo e Motagua na Guatemala. Os sítipos foram depositados no Museu de Historia Natural de Londres. Silfvergrip (1996) designa o Lectótipo BMNH 1864.1.26.94. Foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Jordan & Evermann (1886). Foi redescrita e considerada válida por Regan (1908), por Behre (1928) e por Hildebrand (1938). Considerada sinônimo de *R. guatemalensis* por Espinosa Pérez et al. 1993. Foi sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996).



#### 1.2.23. *Pimelodus micropterus*

*Pimelodus micropterus* foi descrita por Günther (1864), sendo coletada por Godman e Salvin no rio San Geronimo, Guatemala. O holótipo está depositado no Museu de Historia Natural de Londres identificado como BMNH 1864.1.26.92. Foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Jordan & Evermann (1886). Foi redescrita e considerada válida por Regan (1908), por Behre (1928) e por Hildebrand (1938). Silfvergrip (1996) questiona o estado de conservação do holótipo e não consegue inserir o exemplar em *R. laticauda*, *R. nicaraguense* ou *R. quelen*, considerando o táxon um sinônimo questionável de *R. quelen*.

#### 1.2.24. *Pimelodus nicaraguensis*

*Pimelodus nicaraguensis* foi descrita por Günther (1864), coletado no lago Nicarágua, na Nicarágua. O holótipo está depositado no Museu de Historia Natural de Londres identificado como BMNH 1864.1.26.212. Foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Jordan & Evermann (1886). Foi redescrita e considerada válida por Regan (1908), por Behre (1928) e por Hildebrand (1938). É considerada válida por Bussing (1987) e Burgess (1989) e foi redescrita por Silfvergrip (1996). Ocorre nos rios da Costa Rica e Nicarágua.

#### 1.2.25. *Pimelodus petenensis*

*Pimelodus petenensis* foi descrita por Günther (1864), coletado no lago Petén, na Guatemala. O holótipo está depositado no Museu de Historia Natural de Londres identificado como BMNH 1864.1.26.371. Foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Jordan & Evermann (1886). Foi redescrita e considerada válida por Regan (1908), por Behre (Carnegie Museum 1928) e por Hildebrand (1938). Considerada válida por Burgess (1989) e sinonimizada em *R. laticauda* por Silfvergrip (1996).

#### 1.2.26. *Pimelodus hypselurus*

*Pimelodus hypselurus* foi descrita por Günther (1864) e coletada por M. Parzudaki no México. O holótipo está depositado no Museu de Historia Natural de Londres identificado como BMNH 1858.11.22.32. Foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Jordan & Evermann (1886). Foi redescrita e considerada válida por Meek (1904), por Regan (1908), por Behre (1928) e por Hildebrand (1938). É considerada válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada

em *R. laticauda* por Miller (1984) e posteriormente redescrita e mantida como sinônimo por Silfvergrip (1996).

#### 1.2.27. *Pimelodus motaguensis*

*Pimelodus motaguensis* foi descrita por Günther (1864) e coletada por Salvin no rio Motagua, Guatemala. O holótipo está depositado no Museu de Historia Natural de Londres identificado como BMNH 1865.4.29.39. Foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Jordan & Evermann (1886). Foi redescrita e considerada válida por Regan (1908), por Behre (1928) e por Hildebrand (1938). É considerada válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. laticauda* por Silfvergrip (1996).

#### 1.2.28. *Pimelodus humilis*

*Pimelodus humilis* foi descrito por Günther (1864) e coletada na Venezuela. Os síntipos foram depositados no Museu de História Natural de Londres. O lectótipo BMNH 1965.2.19.1 foi designado por Silfvergrip (1996).

A espécie foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Eigenmann & Eigenmann (1890). É considerada válida por Burgess (1989). Foi redescrita e considerada válida por Silfvergrip (1996). Ocorre nos rios costeiros da costa caribenha, aos redores de Caracas, Venezuela.

#### 1.2.29. *Pimelodus salvini*

*Pimelodus salvini* foi descrita por Günther (1864) e coletada por Salvin no rio Geronimo, Guatemala. O holótipo está depositado no Museu de Historia Natural de Londres identificado como BMNH 1861.8.12.16. Foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Jordan & Evermann (1886). Foi redescrita e considerada válida por Regan (1908), por Behre (1928) e por Hildebrand (1938). Considerada válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. laticauda* por Silfvergrip (1996).

#### 1.2.30. *Pimelodus polycaulus*

*Pimelodus polycaulus* foi descrita por Günther (1864) e coletada por Salvin no rio Geronimo, Guatemala. O holótipo está depositado no Museu de Historia Natural de Londres identificado como BMNH 1864.1.26.93. Foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Jordan & Evermann (1886). Foi redescrita e considerada válida por Regan (1908), por Behre (1928) e por Hildebrand (1938). Considerada válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R.*

*laticauda* por Silfvergrip (1996).

1.2.31. *Pimelodus baronismuelleri*

*Pimelodus baronismuelleri* foi descrita por Troschel (1865), coletada provavelmente nos rios da costa do Pacífico no México. Os síntipos dessa espécie estão perdidos. Silfvergrip sinonimiza este táxon em *R. quelen* porque na descrição original não possui nenhuma característica que a diferencie como uma espécie válida.

1.2.32. *Pimelodus brachypterus*

*Pimelodus brachypterus* foi descrita por Cope (1867) e coletada em Orizaba, México. O holótipo está depositado na coleção da Academia de Ciências Naturais da Filadélfia identificado como ANSP 16471. Foi inserido em *Rhamdia* por Meek (1904). Esta espécie é considerada válida por Burgess (1989) e foi sinonimizada em *R. laticauda* por Silfvergrip (1996).

1.2.33. *Pimelodus managuensis*

*Pimelodus managuensis* foi descrita por Günther (1864) e coletada por Dow no lago Managua, Nicarágua. O holótipo está depositado no Museu de História Natural de Londres identificado como BMNH 1865.7.20.37. Foi redescrita por Günther (1868). Foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Jordan & Evermann (1886). Foi redescrita e considerada válida por Regan (1908), por Behre (Carnegie Museum 1928) e por Hildebrand (1938). Considerada válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. nicaraguensis* por Silfvergrip (1996).

1.2.34. *Pimelodus wagneri*

*Pimelodus wagneri* foi descrita por Günther (1868), os exemplares foram coletados nos rios Chagres, Guajaquil e Neu-Granada, no Panamá. A série tipo foi coletada por Kner e Steindachner e identificados originalmente como *P. cinerascens*. Os síntipos foram depositados no Museu de História Natural de Viena, estão identificados como NMW 45618 e NMW 45619. *P. wagneri* foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Eigenmann & Eigenmann (1890). Foi redescrita e considerada válida por Meek (1904), por Regan (1908), por Behre (1928) e por Hildebrand (1938). É considerada válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996). Galvis et al. consideram *P. wagneri* como espécie válida, porém Bockmann e Guazzelli (2003) consideram este táxon sinônimo de *R. quelen*.



#### 1.2.35. *Rhamdiacyanostigma*

*Rhamdia cyanostigma* foi descrita por Cope (1870) e foi coletada no rio Pebas, Peru. Os sítipos dessa espécie estão depositados na coleção da Academia de Ciências da Filadélfia identificadas como ANSP 8381-83. Foi inserida em *Pimelodella* por Ortega & Vari (1986), Burgess (1989) e Bockmann e Guazzelli (2003).

#### 1.2.36. *Rhamdia dorsalis*

*Rhamdia dorsalis* foi descrita por Gill (1870) e foi coletada por Orton no rio Marañon (Peru) ou rio Napo (Equador), bacia Amazônica. O holótipo USNM 35334 está depositado no Museu Smithsonian. A espécie foi considerada válida por Ortega & Vari (1986) e Burgess (1989). O táxon foi sinonimizado em *R. quelen* por Silfvergrip (1996).

#### 1.2.37. *Rhamdiamicrocephala*

*Rhamdia microcephala* Lütken (1874) e foi coletada no rio das Velhas, Brasil. Os sítipos NMW 45825 e ZMUC P29658-60 estão depositados no Museu de Historia Natural de Viena e no Museu de Zoologia da Universidade de Copenhague. Foi inserida em *Imparfinis* por Mees & Cala (1989). Foi redescrita por Miranda Ribeiro (1907). Considerada válida como *Imparfinis microcephalus* por Burgess (1989). Foi inserida em *Rhamdiopsis* por Britski (2001), considerada válida *Rhamdiopsis microcephala* por Bockmann & Guazzelli (2003), Ferraris (2007) e Bockmann & Castro (2010). Não faz parte do gênero *Rhamdia*.

#### 1.2.38. *Rhamdia minuta*

*Rhamdia minuta* foi descrita por Lütken (1874) e coletada no rio das Velhas, estado de Minas Gerais, Brasil. Os sítipos ZMUC 325x, ZMUC 327x e ZMUC 328 estão depositados no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Foi redescrita por Eigenmann & Eigenmann (1890) e por Miranda Ribeiro (1911). Inserida em *Imparfinis* por Mees (1986) considerada válida como *Imparfinis minutus* por Burgess (1989), Casatti & Castro (1998), Le Bail et al. (2000), Britski (2001), Bockmann & Guazzelli (2003), Ferraris (2007), Ortega-Lara et al. (2011). Não faz parte do gênero *Rhamdia*.

#### 1.2.39. *Rhamdia bransfordii*

*Rhamdia bransfordii* foi descrita por Gill (1877) e coletada na região do Camp Marie Caretta, Panamá. O holótipo USNM 16674 se encontra depositado no museu do Smithsonian.

Foi sinonimizada em *R. wagneri* por Eigenmann e Eigenmann (1890). Na última revisão do gênero, foi sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996).

#### 1.2.40. *Pimelodus parahybae*

*Pimelodus parahybae* foi descrita por Steindachner (1877) e coletada no rio Paraíba do Sul, Brasil. Miranda Ribeiro (1911) inseriu a espécie em *Rhamdia*. O holótipo NMW 45852 está depositado no museu de Historia Natural de Viena. Silfvergrip (1996) sinonimizou este táxon em *R. quelen*.

#### 1.2.41. *Pimelodus queleni cuprea*

*Pimelodus queleni cuprea* foi descrita por Steindachner (1877) e coletada no rio Paraíba do Sul, na cidade de Juiz de Fora, Brasil. Os síntipos estão depositados no Museu de História Natural de Viena, Silfvergrip designou o lectotype NMW 45789. A espécie foi sinonimizada em *R. quelen* por Eigenmann e Eigenmann (1890). Silfvergrip considera sinônimo de *R. quelen*.

#### 1.2.42. *Pimelodus cuyabae*

*Pimelodus cuyabae* foi descrita por Steindachner (1877) e coletada em Cuiabá, Brasil. A série tipo foi depositada no Museu de História Natural de Viena e no Museu de zoologia de Munique. O lectótipo NMW 45919 foi selecionado por Silfvergrip (1996). O táxon foi sinonimizado em *R. quelen* por Eigenmann e Eigenmann (1890), Silfvergrip manteve *R. cuyabae* como sinônimo de *R. quelen*.

#### 1.2.43. *Pimelodus knerii*

*Pimelodus knerii* foi descrito por Steindachner (1877) e coletado em Marabitanos, Brasil. A série tipo foi depositada no Museu de História Natural de Viena, o lote é composto por dois exemplares completamente diferentes um do outro. De acordo com a descrição original, Silfvergrip designa o lectótipo NMW 45790. Foi considerado sinônimo de *R. sebae* por Burgess (1989). Silfvergrip sinonimizou o táxon em *R. muelleri*.

#### 1.2.44. *Pimelodus bathyurus*

*Pimelodus bathyurus* foi descrito por Cope (1878), coletado na região amazônica do

Peru. A série tipo está depositada na coleção da Academia de Ciências Naturais da Filadélfia. Silfvergrip selecionou o lectótipo ANSP 21437. A espécie foi inserida em *Rhamdia* por Eigenmann & Eigenmann (1890). Foi considerada válida por Ortega & Vari (1986) e Burgess (1989). Silfvergrip (1996) sinonimiza *R. bathyurus* em *R. quelen* por não possuir exemplares suficientes para uma melhor análise.

#### 1.2.45. *Pimelodus longicauda*

*Pimelodus longicauda* descrito por Boulenger (1887) e coletado no rio Canelos, Equador. Os síntipos BMNH 1880.12.8.100-104 estão depositados no Museu de História Natural de Londres. Foi inserido em *Rhamdia* por Eigenmann & Eigenmann (1890). Foi inserida em *Nannorhamdia* por Pearson (1937). Foi considerada como espécie válida *R. longicauda* por Ortega & Vari (1986) e Burgess (1989). O táxon foi inserido em *Imparfinis* e considerado como espécie válida *Imparfinis longicaudus* por Mees & Cala (1989).

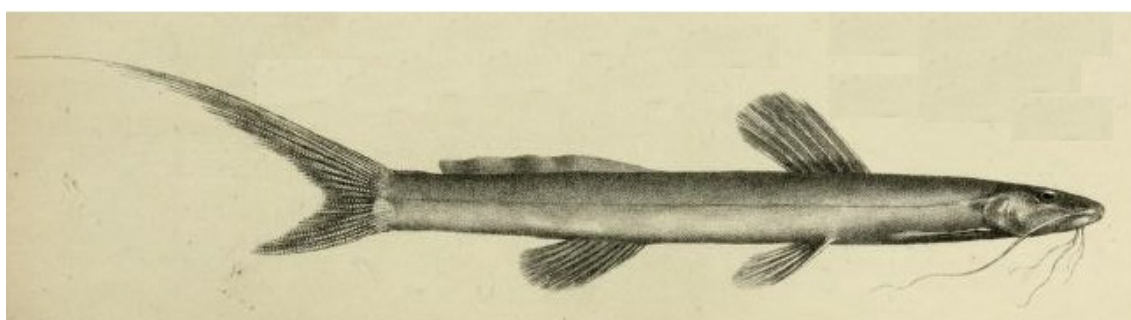


Figura 6: *Pimelodus longicauda*, retirado de Boulenger (1887), ilustrada Peter Smith.

#### 1.2.46. *Rhamdia eriarcha*

*Rhamdia eriarcha* foi descrita por Eigenmann & Eigenmann (1888) no Rio Grande do Sul, Brasil. O holótipo MCZ 27272 está depositado no Museu de Zoologia Comparada da Universidade de Harvard. Considerada espécie válida como *Rhamdella eriarcha* por Malabarba (1989), Burgess (1989), Langeani (1990), Lucena & da Silva (1991), Miquelarena & Menni (1999), Bockmann & Guazzelli (2003), Ferraris (2007), Bockmann & Miquelarena (2008), Reis et al. (2014) e Bertaco et al. (2016). Ocorre na bacia do rio Jacuí. Não faz parte do gênero *Rhamdia*.

#### 1.2.47. *Rhamdia obesa*

*Rhamdia obesa* foi descrita por Eigenmann e Eigenmann (1888) e coletado na cidade

de Tefé, estado do Amazonas, Brasil. O holótipo MCZ 7518 está depositado no Museu de Zoologia Comparada de Harvard. Considerada espécie válida por Burgess (1989), foi sinonimizada em *R. muelleri* por Silfvergrip (1996).

1.2.48. *Rhamdia poeyi*

*Rhamdia poeyi* foi descrita por Eigenmann & Eigenmann (1888) e coletado por Honório no rio Tocantins, estado de Goiás, Brasil. O holótipo MCZ 8196 está depositado no Museu de Zoologia Comparada de Harvard, e encontra-se em um péssimo estado de conservação. É considerada espécie válida por Burgess (1989), sendo redescrita por Silfvergrip (1996). Esta espécie ocorre nos rios Mamoré (Bolívia), Napo (Equador) e Tocantins (Brasil).

1.2.49. *Rhamdia tenella*

*Rhamdia tenella* foi descrita por Eigenmann & Eigenmann (1888) e coletada no Lago Codajás, Amazonas, Brasil. O holótipo MCZ 7547 está depositado no Museu de Zoologia Comparada de Harvard. É considerada espécie válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. laukidi* por Silfvergrip (1996).

1.2.50. *Rhamdia parryi*

*Rhamdia parryi* foi descrita por Eigenmann & Eigenmann (1888) e coletada no rio Zanaleneo, cidade de Chiapas, México. A série tipo está depositada no Museu de Zoologia Comparada de Harvard e o Lectotype: MCZ 27273 foi designado por Silfvergrip (1996). A espécie foi considerada válida por Miller (1984), Burgess (1989), Espinosa Pérez et al. (1993) e Weber e Wilkens (1998). O táxon foi sinonimizado em *R. laticauda* por Silfvergrip (1996). Atualmente é considerada espécie válida por Nelson et al. (2004), Miller (2006) e Page et al. (2013). Ocorre nos rios costeiros que deságuam no Oceano Pacífico do México e Guatemala.

1.2.51. *Rhamdella straminea*

*Rhamdella straminea* foi descrita por Cope (1894) e coletada no estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Os síntipos ANSP 21604 e 39835-36 estão depositados na coleção da Academia de Ciências Naturais da Filadélfia. Considerada válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *Rhamdella eriarcha* por Malabarba (1989). Considerada como *Rhamdella*

*eriarcha* por Langeani (1990), Bockmann & Guazzelli (2003) e Ferraris (2007). Bockmann & Miquelarena 2008 excluem este táxon de *Rhamdella* e consideram um táxon incerto de *Pimelodella* ou *Rhamdia*.

#### 1.2.52. *Pimelodus parvus*

*Pimelodus parvus* foi descrito por Boulenger (1898) e coletado nos rios Santiago, Zamora e Bomboiza, Equador. Os síntipos estão depositados no Museu de Historia Natural de Londres e no Museu de Zoologia de Torino. Considerada espécie válida por Burgess (1989). Silfvergrip insere esta espécie no gênero *Nannorhamdia sensu* Bussing 1970. Atualmente é considerada uma espécie *Incertae sedis* em Heptapteridae por Bockmann & Guazzelli (2003) e Ferraris (2007).

#### 1.2.53. *Rhamdia oaxacae*

*Rhamdia oaxacae* descrita por Meek (1902) e coletada no rio Quiotepec, Cuicatlán, Oaxaca, México. O holótipo FMNH 3716 está depositado no Museu de História Natural de Chicago. A espécie foi considerada sinônimo de *R. guatemalensis* Regan (1908). Foi considerada espécie válida por Burgess (1989). Novamente foi sinonimizada em *R. guatemalensis* por Espinosa Pérez et al. (1993). Mais recentemente, Silfvergrip (1996) sinonimizou *R. oaxacae* em *R. quelen*.

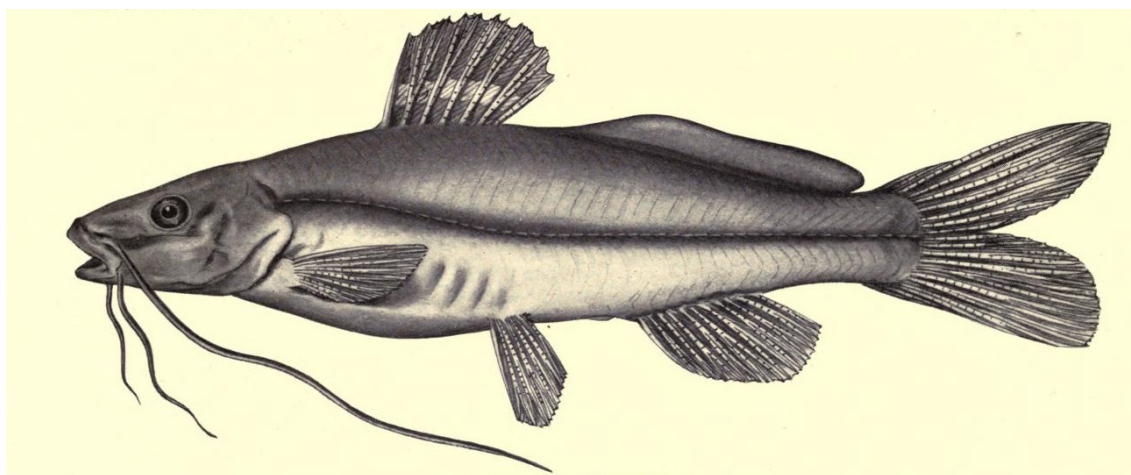


Figura 7: Ilustração de *R. oaxacae*, retirada de Meek (1902), ilustração de D.W. Douglas.

#### 1.2.54. *Rhamdia depressa*

*Rhamdia depressa* foi descrita por Barbour & Cole (1906) e coletado em Ikil Cenote, próximo de Chichen-Itza, Yucatán, México. Os síntipos estão depositados no Museu de

Zoologia Comparada de Harvard e no Museu de Zoologia da Universidade de Michigan. Silfvergrip (1996) designou o lectótipo MCZ 29072. Regan (1908) sinonimiza o *R. depressa* em *R. boucardi*. Considerada espécie válida por Burgess (1989), foi sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996). Foi sinonimizada em *R. guatemalensis* por Scharpf (2006), porém é considerada sinônimo de *R. quelen* (Bockmann & Guazzelli 2003, Ferraris 2007).

#### 1.2.55. *Rhamdia sacrificii*

*Rhamdia sacrificii* foi descrita por Barbour & Cole (1906) e foi coletada em Sacrificial Cenote, próximo a Chichen Itza, Yucatán, México. Os síntipos foram depositados no Museu de Zoologia Comparada de Havard. Silfvergrip (1996) designou o lectotype MCZ 29073. Esse táxon foi considerado sinônimo de *R. godmanni* por Regan (1906). Foi sinonimizada em *R. guatemalensis* por Burgess (1989) e por Espinosa Pérez et al. (1993). Foi sinonimizada em *R. laticauda* por Silfvergrip (1996).

#### 1.2.56. *Rhamdia cabreræ*

*Rhamdia cabreræ* foi descrita por Meek (1906) coletada no lago Amatitlán, Guatemala. O holótipo FMNH 5500 foi depositado no Museu de Zoologia de Chicago. Considerado espécie válida por Burgess (1989). Foi sinonimizado em *R. laticauda* Silfvergrip (1996).

#### 1.2.57. *Rhamdia gilli*

*Rhamdia gilli* Foi descrita por Starks (1906) e coletada no rio Eten, na costa do Pacífico, Peru. O holótipo USNM 53472 está depositado no Museu Smithsonian. Foi sinonimizada em *Pimelodellayuncensis* por Eigenmann (1917). Considerada espécie válida por Burgess (1989). Silfvergrip (1996) tenta associar esta espécie ao gênero *Rhamdella*. O status desse táxon é incerto, necessitando uma revisão mais completa.

#### 1.2.58. *Pimelodus boucardi*

*Pimelodus boucardi* foi descrito por Regan (1907) e coletado na península de Yucatán, México. O holotype BMNH 1880.7.13.33. está depositado no Museu de História Natural de Londres. Foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Regan (1908). Considerada espécie válida por Burgess (1989). Silfvergrip (1996) sinonimizou *R. boucardi* em *R. quelen*.



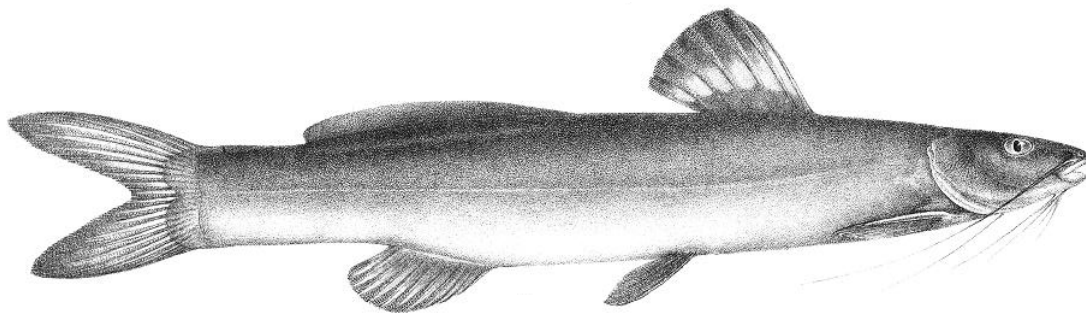


Figura 8. Ilustração de *R. boucardi* retirada de Regan (1908), ilustrada por J. Green.

#### 1.2.59. *Pimelodus brachycephalus*

*Pimelodus brachycephalus* foi descrito por Regan (1907) e coletado no rio Nacasil, Guatemala. O holótipo BMNH 1875.6.9.5 está depositado no Museu de História Natural de Londres. Foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Regan (1908) e por Fowler (1936). Considerada espécie válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. laticauda* por Silfvergrip (1996).

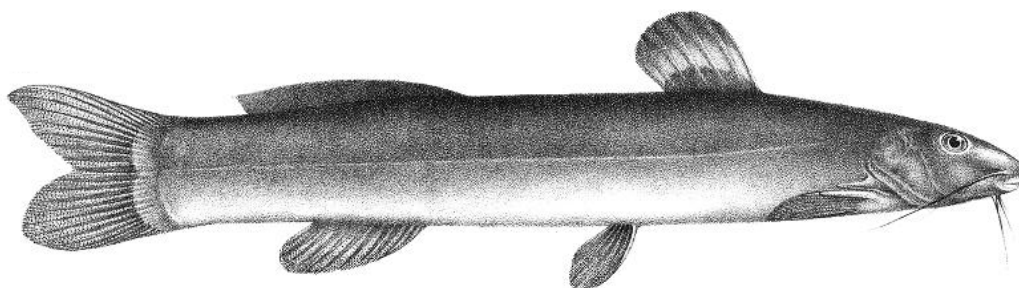


Figura 9. Ilustração de *R. brachycephalus* retirada de Regan (1908), ilustrada por J. Green.

#### 1.2.60. *Pimelodus rogersi*

*Pimelodus rogersi* foi descrito por Regan (1907) e coletado por Rogers no rio Irazu, Costa Rica. Os sítipos foram depositados no Museu de História Natural de Londres, o lectótipo BMNH 1907.2.11.1 foi designado por Silfvergrip (1996). A espécie foi redescrita e inserida em *Rhamdia* por Regan (1908). Considerada espécie válida por Bussing (1987) e Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. laticauda* por Silfvergrip (1996). Foi novamente considerada espécie válida por Bussing (1998), porém Bockmann & Guazzelli (2003) e Ferraris (2007) mantém *R. rogersi* em *R. laticauda*.

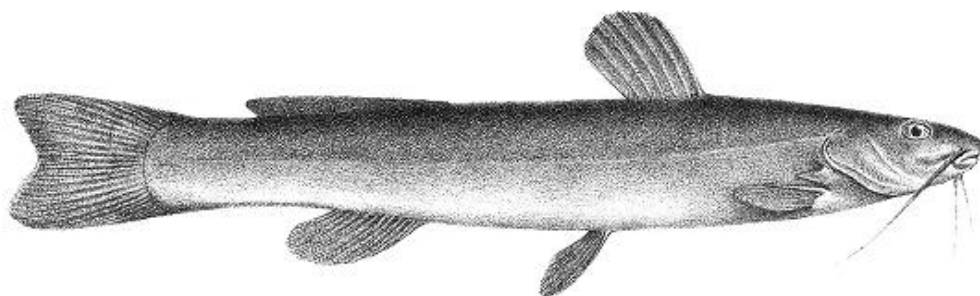


Figura 10. Ilustração de *R. rogersi* retirada de Regan (1908), ilustrada por J. Green.

#### 1.2.61. *Rhamdia heteracantha*

*Rhamdia heteracantha* foi descrita por Regan (1907) e coletada por Underwood em Juan Viñas, Costa Rica. O holótipo BMNH 1907.6.28.32 está depositado no Museu de História Natural de Londres. Foi redescrita como *Rhamdia heteracantha* por Regan 1908. Silfvergrip (1996) sinonimizou *R. heteracantha* em *R. quelen*. Bussing (1998) sinonimiza em *R. guatemalensis*, porém Bockmann & Guazzelli (2003) e Ferraris (2007) mantêm o táxon como sinônimo *R. quelen*

#### 1.2.62. *Rhamdia underwoodi*

*Rhamdia underwoodi* foi descrita por Regan (1907) e coletada por Underwood em Juan Viñas, Costa Rica. Os síntipos foram depositados no Museu de História Natural de Londres, o lectótipo BMNH 1907.6.28.33 foi escolhido por Silfvergrip (1996). Foi redescrita como *Rhamdia underwoodi* por Regan (1908) e por Hildebrand (1938). Foi sinonimizada em *R. rogersi* por Bussing (1987). Silfvergrip (1997) sinonimiza *R. underwoodi* em *R. laticauda*. Bussing (1998) volta a sinonimizar a espécie em *R. rogersi*, porém Bockmann & Guazzelli (2003) e Ferraris (2007) mantêm esse táxon como sinônimo de *R. laticauda*

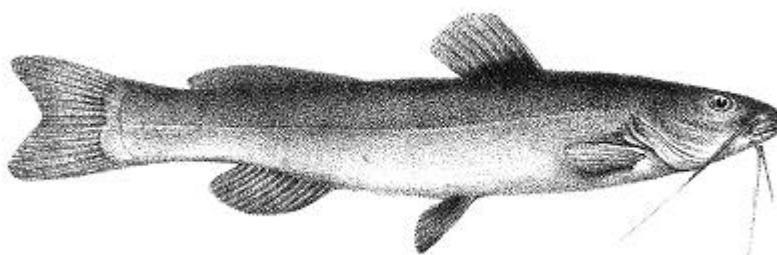




Figura 11: Ilustração de *R. underwoodi* retirada de Regan (1908), ilustrada por J. Green.

#### 1.2.63. *Rhamdia barbata*

*Rhamdia barbata* foi descrito por Meek (1907) e coletada na lagoa San Francisco, Guatemala. O holótipo FMNH 5906 está depositado no Museu de Zoologia de Chicago. É considerada como espécie válida por Burgess (1989). Silfvergrip (1997) sinonimiza *R. barbata* em *R. quelen*. Bussing (1998) sinonimiza em *R. guatemalensis*, porém Bockmann & Guazzelli (2003) e Ferraris (2007) mantêm esse táxon como sinônimo de *R. quelen*.

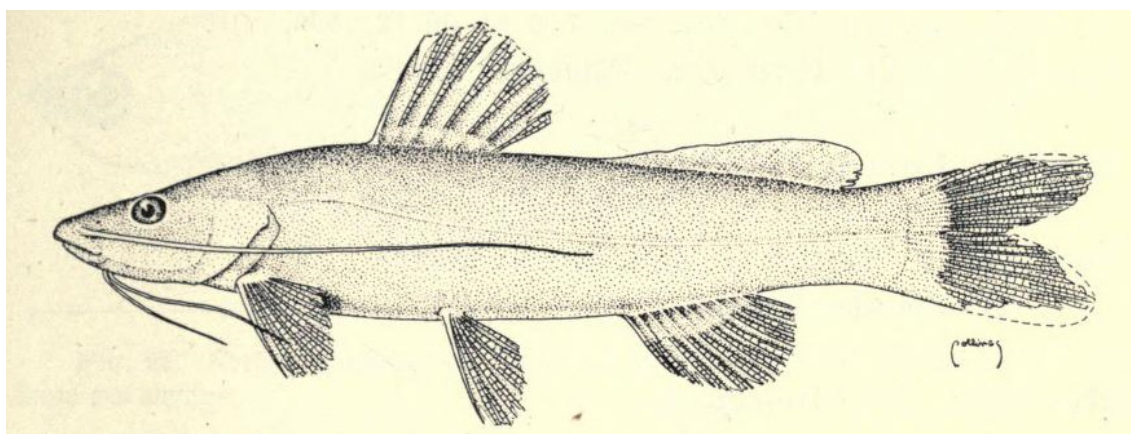


Figura 12. Ilustração de *R. barbata* retirada de Grey (1947).

#### 1.2.64. *Rhamdia regani*

*Rhamdia regani* foi descrito por Meek (1907) e coletado em Turrialba, Costa Rica. O holotype FMNH 6019 foi depositado no Museu de Zoologia de Chicago. Essa espécie foi sinonimizada em *R. rogersi*. Por Meek (1914). Foi considerada válida como *R. regani* por Burgess (1989). Silfvergrip (1996) sinonimizou o táxon em *R. laticauda*.

#### 1.2.65. *Rhamdia nasuta*

*Rhamdia nasuta* foi descrita por Meek (1909) e coletada em Buenos Aires de Térraba, Costa Rica. O holótipo FMNH 6480 foi depositado no museu de Zoologia de Chicago. A espécie é considerada válida por Burgess (1989). Silfvergrip (1996) sinonimiza esse táxon em *R. quelen*. Bussing (1998) sinonimiza em *R. guatemalensis*, porém Bockmann & Guazzelli (2003) e Ferraris (2007) mantêm esse táxon como sinônimo de *R. quelen*.

#### 1.2.66. *Rhamdia branneri*

*Rhamdia branneri* foi descrita por Haseman (1911) e coletado no rio Iguaçu, próximo a Serrinha, estado do Paraná, Brasil. O holótipo FMNH 54235 foi depositado no Museu de Zoologia de Chicago. Burgess (1989) considera a espécie válida. Silfvergrip (1996) sinonimiza o táxon em *R. quelen*. López et al. (2002) considera a espécie válida. Garavello & Shibatta 2016 redescrivem *R. branneri* que é considerada válida por Koerber et al. (2017) e é geneticamente confirmada como espécie válida por Ribolli et al. (2017).

#### 1.2.67. *Rhamdia voulezi*

*Rhamdia branneri voulezi* foi descrita por Haseman (1911) e coletado no rio Iguaçu em Porto União da Victória, estado do Paraná, Brasil. O holótipo FMNH 54238 foi depositado no Museu de Zoologia de Chicago. Burgess (1989) considera a espécie válida. Silfvergrip (1996) sinonimizou o táxon em *R. quelen*. López et al. (2002) considera a espécie válida. Garavello & Shibatta (2016) redescrivem *R. branneri* que é considerada válida por Koerber et al. (2017) e é geneticamente confirmada como espécie válida por Ribolli et al. (2017).

#### 1.2.68. *Rhamdia eigenmanniorum*

*Rhamdia eigenmanniorum* foi descrita por Miranda Ribeiro (1911) e coletada no rio Paraíba do Sul e rio Macacos, Brasil. Os sítios MCZ 7438 e MCZ 7510 estão depositados no Museu de Zoologia Comparada da Universidade de Harvard. Foi sinonimizada em *Pimelodella eigenmanni* por Eigenmann (1917). Considerada espécie válida como *Pimelodella eigenmanniorum* (Miranda Ribeiro 1911) por Bockmann & Guazzelli (2003) e Ferraris (2007). Ocorre no rio Paraíba do Sul e nos rios costeiros do estado do Rio de Janeiro, Brasil. Não faz parte do gênero *Rhamdia*.

#### 1.2.69. *Rhamdia mounseyi*

*Rhamdia mounseyi* foi descrita por Regan (1913) e coletada por Mounsey no rio Ucayali, Peru. Os sítios foram depositados no Museu de História Natural de Londres, o lectótipo BMNH 1913.7.30.13 foi escolhido por Silfvergrip (1996). Foi considerada válida por Ortega & Vari (1986), Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996).

1.2.70. *Rhamdia holomelas rupununi*

*Rhamdia holomelas rupununi* foi descrita por Fowler (1914) como uma subespécie, foi coletada no rio Rupununi, Guiana. O holótipo ANSP 39339 foi depositado no museu da Academia de Ciências Naturais da Filadélfia. Foi sinonimizada em *R. foina* por Mees (1974) e mantida como sinonímia por Silfvergrip (1996).

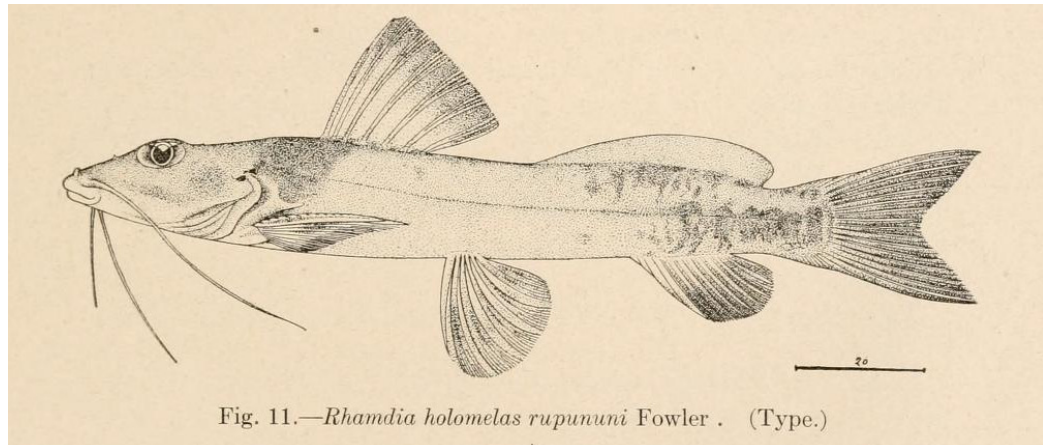


Figura 13. Ilustração de *R. holomelas rupununi* retirada de Fowler (1914).

1.2.71. *Rhamdia riojae*

*Rhamdia riojae* foi descrita por Fowler (1914) e coletada em Rioja, próximo a Moyabamba e Baka Puerto, próximo rio Huallagua, Peru. O holótipo ANSP 21101 foi depositado no museu da Academia de Ciências Naturais da Filadélfia. Foi redescrita por Eigenmann & Allen (1942). A espécie é considerada válida por Ortega & Vari (1986) e Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996).

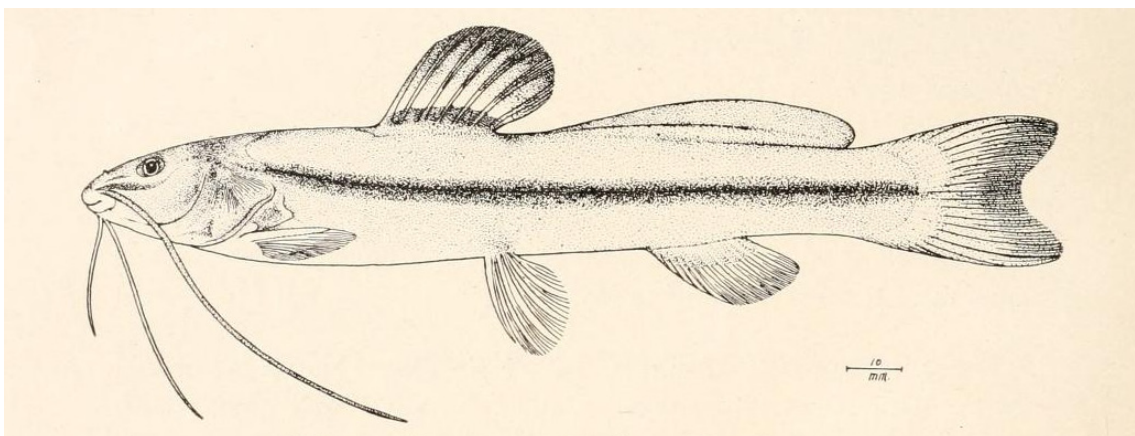


Figura 14. Ilustração de *Rhamdia riojae* retirada de Fowler (1914).

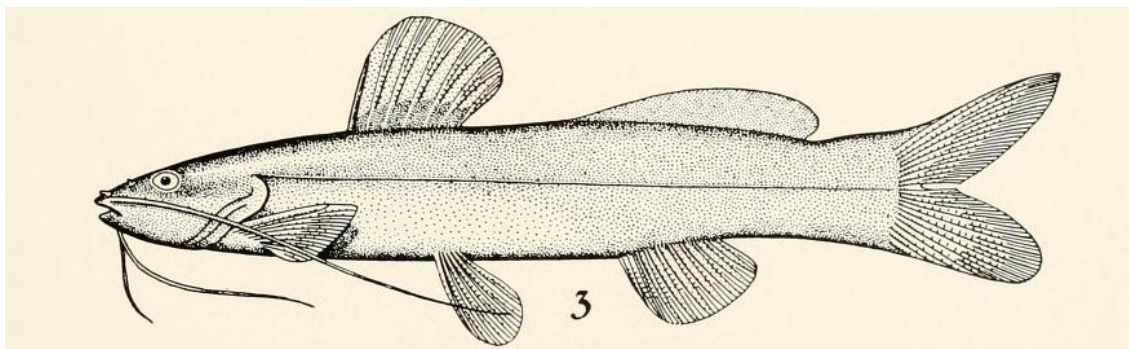


Figura 15: Ilustração de *Rhamdia riojae* retirada de Eigenmann & Allen (1942).

#### 1.2.72. *Rhamdia orton*

*Rhamdia orton* foi descrita por Fowler (1914) e coletada por James Orton na Amazônia peruana. A descrição foi baseada em um único exemplar, o holótipo ANSP 21928 foi depositado no museu da Academia de Ciências Naturais da Filadélfia. Considerada como espécie válida por Ortega & Vari (1986) e Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996).

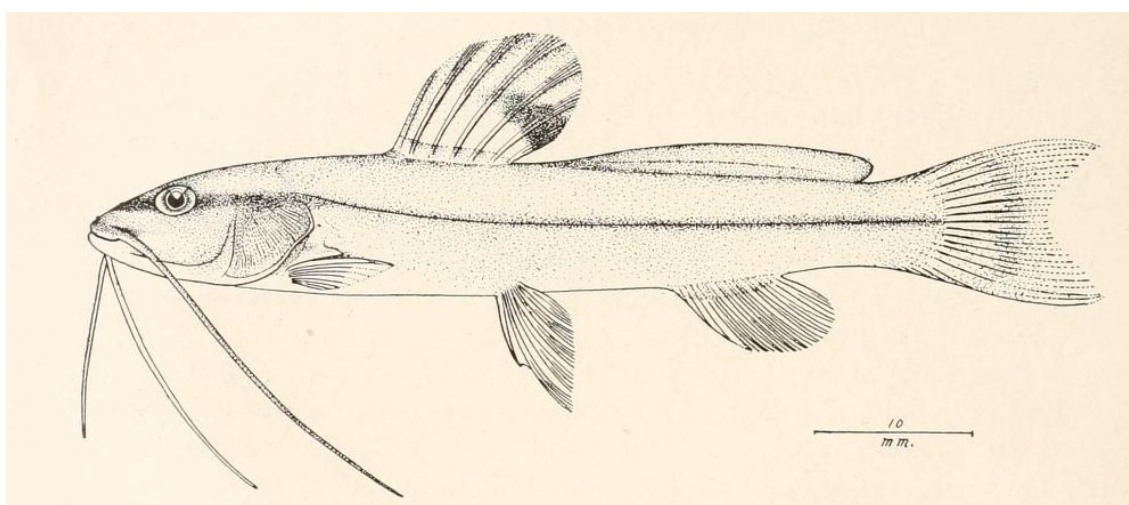


Figura 16: Ilustração de *R. orton* retirada de Fowler (1914).

#### 1.2.73. *Rhamdia microps*

*Rhamdia microps* descrita por Eigenmann (Eigenmann & Fisher 1917) e coletada em Uruguaiana, estado do Rio Grande do Sul, Brasil. O holótipo FMNH 58285 está depositado no museu de Zoologia de Chicago. Considerada espécie válida por Burgess (1989), sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996).



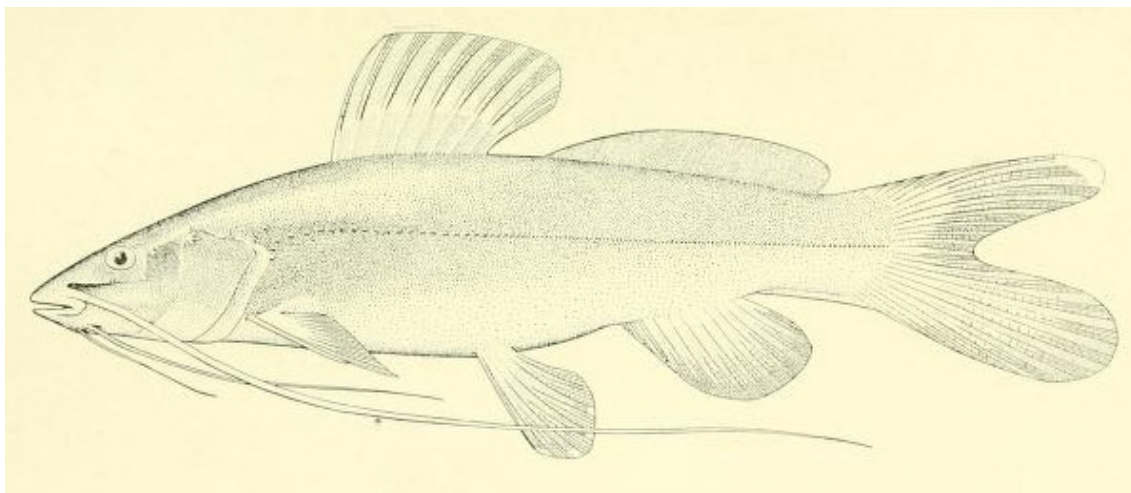


Figura 17: Ilustração de *R. microps* retirada de Ortega & Vari (1986).

#### 1.2.74. *Rhamdia guairensis*

*Rhamdia guairensis* foi descrita por Eigenmann (1920) e coletada no rio Guaire, Caracas, Venezuela. Os síntipos foram depositados no museu da Universidade da Indiana e posteriormente transferidos para ao Museu da Academia de Ciências da Califórnia, Silfvergrip (1996) designou o Lectotype CAS 76655. Considerada espécie válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. humilis* por Silfvergrip (1996).

#### 1.2.75. *Rhamdia pubescens*

*Rhamdia pubescens* foi descrita por Miranda Ribeiro (1920) e coletada em Urucum, próximo a Corumbá, estado do Mato Grosso, Brasil. A série tipo foi depositada no Museu Nacional do Rio de Janeiro. O lectótipo MNRJ 925A foi designado por Silfvergrip (1996). Miranda Ribeiro (1920) associa esta espécie a *R. hilarii*. É considerada válida por Burgess (1989). Silfvergrip sinonimiza este táxon em *R. quelen*.

#### 1.2.76. *Silurus rivularis*

*Silurus rivularis* foi descrito por Larrañaga (1923) e provavelmente foi coletado no país Uruguai. Não existe nenhum espécime depositado em coleção e a descrição não consegue definir a espécie. Devincenzi (1925) sinonimiza a espécie em *R. quelen*. Silfvergrip (1996), além de sinonimizar o táxon em *R. quelen*, designa para a espécie o neótipo NRM 16091,

coletado rio Samiria, entre Caño Pastos e Hamburgo, Departamento de Loreto, Peru.

1.2.77. *Silurus novemradiatus*

*Silurus novemradiatus* foi descrito por Larrañaga (1923) e corresponde ao *Silurus rivularis*. Foi coletado no país Uruguai, não existe tipo preservado nem ilustração descrita. Considerada sinônimo *Rhamdia quelen* por Devincenzi (1925) e por Silfvergrip (1996).

1.2.78. *Rhamdia micayi*

*Rhamdia micayi* foi descrita por Eigenmann (1924) em Pearson (1924) e coletada no rio Popoi, rio Colorado, em Espia, na Bolívia. Os sítipos CAS 76656, 76657, 76658 estão depositados no museu. É considerada espécie válida por Burgess (1989). Silfvergrip (1996) considera este táxon sinônimo de *Rhamdia quelen*.

1.2.79. *Caecorhamdiaurichi*

*Caecorhamdiaurichi* foi descrito por Norman (1926) e coletada em um poço no interior da caverna Guacharo, Trinidad. Os sítipos foram depositados no Museu de Historia Natural de Londres. O Lectotype: BMNH 1926.7.28.1-2 foi selecionado por Silfvergrip (1996). Foi inserida no gênero *Rhamdia* por Mees (1974), que designou *C. urichi* como *Rhamdiaquelenurichi*. Silfvergrip (1996) sinonimiza a espécie em *R. quelen*, o autor não reconhece caracteres troglobícos para o reconhecimento de espécies. Foi mantida em *R. quelen* por Romero & Paulson (2001). É considerada espécie válida por Bichuette & Trajano (2005) e Proudlove (2006), porém segue-se Bockmann & Guazzelli (2003) que mantiveram esse táxon em *R. quelen*.

1.2.80. *Rhamdiaalfaroi*

*Rhamdiaalfaroi* foi descrita por Fowler (1932) e coletada em Escobal, Costa Rica. O holótipo ANSP 53934 foi depositado na coleção da Academia de Ciências Naturais da Filadélfia. A espécie é considerada válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. nicaraguensis* por Silfvergrip (1996) e mantida por Bussing (1998).

1.2.81. *Rhamdia guatemalensis muriei*

*Rhamdia guatemalensis muriei* foi descrita por Hubbs (1935) coletada em uma área alagada de Uaxactun, Petén, Guatemala. O holótipo UMMZ 97881 foi depositado no Museu de Zoologia da Universidade de Michigan. Sinonimizada em *R. guatemalensis* por Burgess

(1989). A espécie foi sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996).

#### 1.2.82. *Rhamdia amatitlanensis*

*Rhamdia amatitlanensis* foi descrita por Fowler (1936) e coletada por Schauensee em um arroio do lago Amatitlan, Guatemala. O holótipo ANSP 64136 está depositado na coleção da Academia de Ciências Naturais da Filadélfia. Espécie considerada válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. laticauda* por Silfvergrip (1996).

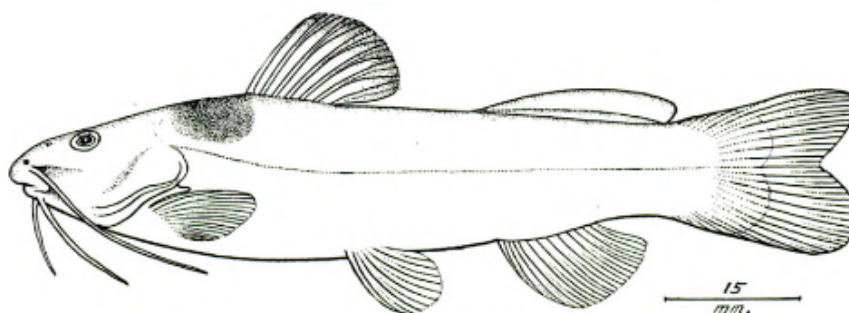


Figura 18: Ilustração de *Rhamdia amatitlanensis* retirada de Fowler (1936).

#### 1.2.83. *Rhamdia guatemalensis decolor*

*Rhamdia guatemalensis decolor* foi descrita por Hubbs (1936) como subespécies de *R. guatemalensis* e coletada na caverna San Bulha, Motul, Yucatán, México. O holótipo UMMZ 102217 está depositado no Museu de Zoologia da Universidade de Michigan. Sinonimizada em *R. guatemalensis* por Burgess (1989). Sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996). Foi novamente sinonimizada em *R. guatemalensis* por Romero & Paulson (2001) e Scharpf (2006). Porém, segue-se Bockmann & Guazzelli (2003) que mantiveram esse táxon em *R. quelen*.

#### 1.2.84. *Rhamdia guatemalensis stygaea*

*Rhamdia guatemalensis stygaea* foi descrita por Hubbs (1936) como subespécies de *R. guatemalensis* e coletada na caverna San Isidro Cave, Salar Colony, near Merida, Yucatán, Mexico. O holótipo UMMZ 102218 está depositado no Museu de Zoologia da Universidade de Michigan. Sinonimizada em *R. guatemalensis* por Burgess (1989). Sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996). Foi novamente sinonimizada em *R. guatemalensis* por Romero & Paulson (2001) e Scharpf (2006). Porém, segue-se Bockmann & Guazzelli (2003) que mantiveram esse táxon em *R. quelen*.

1.2.85. *Rhamdia saijaensis*

*Rhamdia saijaensis* foi descrita por Rendahl (1941) e coletado no rio Saija, Colômbia. O holótipo NRM 10675 está depositado no Museu de Historia Natural de Estocolmo. O táxon foi sinonimizado em *R. quelen* por Silfvergrip (1996). Hernandez et al. (2015) redescrivem a espécie, tornando-a válida.

1.2.86. *Rhamdella wolffi*

*Rhamdella wolffi* foi coletada por Fowler (1941) no rio Choró, estado do Ceará, Brasil. O holótipo ANSP 69388 está depositado na coleção da Academia de Ciências Naturais da Filadélfia. Inserida em *Rhamdia* por Burgess (1989). Considerada como *Rhamdiawolffi* por Bockmann & Guazzelli (2003) e Ferraris (2007). Inserida no gênero *Pimelodella* por Bockmann & Miquelarena (2008). Ocorre no rio Choró, Brasil. Não faz parte do gênero *Rhamdia*.

1.2.87. *Rhamdia duquei*

*Rhamdia duquei* foi descrita por Eigenmann & Pearson (em Eigenmann & Allen 1942) e coletada no rio Urubamba, Santa Ana, Peru. Os síntipos CAS-SU 57895, no mesmo lote está o holótipo, foram depositados na coleção da Academia e Ciências da Califórnia. Espécie considerada válida por Ortega & Vari (1986) e Burgess (1989). Silfvergrip sinonimiza esse táxon em *R. quelen*.

1.2.88. *Rhamdia sebae martyi*

*Rhamdia sebae martyi* foi descrita por Güntert (1942) e coletada no riacho Canâwé, Departamento de Ita, Paraguai. O holótipo NMBA 5279 foi depositado no Museu de História Natural de Basel. Espécie considerada válida por Burgess (1989). Foi sinonimizada em *R. quelen* por Silfvergrip (1996).

1.2.89. *Nannorhamdia benedettii*

*Nannorhamdia benedettii* descrita por Fernández-Yépez & Martín Salazar (1952) e coletado em Quebrada Ojo de Agua, Baruta, Estado Miranda, Venezuela. O holótipo MHNLS 1672 está depositado no Museu de História Natural La Salle, Caracas. Sinonimizado em *Imparfinisbenedettii* por Mees & Cala (1989) e Burgess (1989). Foi sinonimizado em *R. humilis* por Silfvergrip (1996).



1.2.90. *Rhamdia lehmanni*

*Rhamdia lehmanni* foi descrito por Dahl (1961) e coletado no em um pequeno tributário do rio Guayabero, Colômbia. O holótipo está destruído, os parátipos ICNMHN 358 estão depositados no Museu de História Natural da Faculdade de Bogotá. Silfvergrip (1996) sinonimizou esta espécie em *R. quelen* sem analisar a série tipo apenas analisando a descrição original.

1.2.91. *Rhamdia luigiana*

*Rhamdia luigiana* foi descrito por Villa (1977) e coletado no lago Nicarágua, departamento de Granada, Nicarágua. O holótipo USNM 217535 está depositado no museu Smithsonian. Silfvergrip (1996) sinonimizou a espécie em *R. nicaraguensis*.

1.2.92. *Rhamdia laticauda typhla*

*Rhamdia laticauda typhla* foi descrito por Greenfield, Greenfield & Woods (1982), foi coletada em uma caverna na montanha Pine Ridge, em Las Cuevas, Belize. O holótipo FMNH 71605 está depositado no Museu de Campo de Chicago. É considerado uma subespécie de *R.laticauda* por Greenfield & Thomerson 1997, Weber & Wilkens 1998, Romero & Paulson 2001, Bichuette & Trajano 2005, Proudlove 2006. Silfvergrip (1996) sinonimizou o táxon em *R. laticauda*. Bockmann & Guazzelli (2003), Scharpf (2006) e Ferraris (2007) mantém o táxon sinonimizado em *R. laticauda*.

1.2.93. *Rhamdia reddelli*

*Rhamdia reddelli* foi descrita por Miller (1984) e coletada em Cueva del Nacimiento no rio San Antonio, em Acatlán, México. O holótipo UMMZ 211164 está depositado no Museu de Zoologia da Universidade de Michigan. Na revisão do gênero, Silfvergrip (1996) sinonimizou o táxon em *R.laticauda*. É considerado espécie válida por Espinosa Pérez et al. (1993), Romero & Paulson 2001, Wilkens 2001, Nelson et al. 2004, Proudlove 2006, Scharpf 2006, Ferraris 2007, Page et al. 2013. A espécie é considerada válida, ocorrendo nas cavernas da bacia do rio Papaloapan, México.

#### 1.2.94. *Brachyrhamdia marthae*

*Brachyrhamdia marthae* foi descrita por Sands & Black (1985), existem dúvidas quanto a localidade tipo do táxon, que pode ser o Peru. O holótipo RMNH 29424 está depositado no Museu Nacional de História Natural de Leiden, Holanda. Inserida no gênero *Pimelodella* por Burgess (1989). Foi inserida em *Rhamdia* por Zarske (2003). Considerada como espécie válida *Brachyrhamdia marthae* por Bockmann & Guazzelli (2003), Ferraris (2007), Slobodian & Bockmann (2013), Sarmiento et al. (2014), Slobodian & Bockmann (2016). Ocorre nas drenagens dos rios Juruá, Mamoré e Madeira, no Brasil, Bolívia e Peru. Não faz parte do gênero *Rhamdia*.

#### 1.2.95. *Rhamdia zongolicensis*

*Rhamdia zongolicensis* foi descrita por Wilkens (1993) na caverna de Ostoc, na Serra de Zongolica, no estado de Veracruz, México. O holótipo ZMH 8249 está depositado no Museu de Zoologia da Universidade de Hamburgo. Silfvergrip (1996) sinonimizou o táxon em *R. laticauda*. Foi mantida como sinônimo por Bockmann & Guazzelli (2003), Weber et al. (2003) e Ferraris (2007). Foi considerada sinônimo de *R. reddelli* por Miller (2006). É considerada espécie válida por Wilkens (1993), Weber & Wilkens (1998), Romero & Paulson (2001), Wilkens (2001), Nelson et al. (2004), Bichuette & Trajano (2005), Proudlove (2006), Page et al. (2013). Atualmente é considerada válida como *R. zongolicensis*, ocorrendo nas cavernas dos rios do estado de Veracruz, México.

#### 1.2.96. *Rhamdia itacaiunas*

*Rhamdia itacaiunas* foi descrita por Silfvergrip (1996) durante a revisão sistemática do gênero *Rhamdia*. Foi coletada no Igarapé Repartimento na drenagem do rio Tocantins, estado do Amazonas, Brasil. O holótipo INPA 7985 está depositado na coleção do Instituto de Pesquisa da Amazônia. Ocorre no médio rio Tocantins, Brasil.

#### 1.2.97. *Rhamdia jequitinhonha*

*Rhamdia Jequitinhonha* foi descrita por Silfvergrip (1996) e coletada no rio Araçuaí, Santa Rita, estado de Minas Gerais, Brasil. O holótipo MZUSP 38630 está depositado no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Espécie considerada válida por Bockmann & Guazzelli (2003), Ferraris (2007) e Garavello & Shibatta (2016). Ocorre na bacia do rio Jequitinhonha, Brasil.

1.2.98. *Rhamdiaxetequepeque*

*Rhamdiaxetequepeque* foi descrita por Silfvergrip (1996) e coletada no rio Jequetepeque, em Chilete, Peru. O holótipo ROM 70112 está depositado no Museu Real de Ontário. É considerada espécie válida por Bockmann & Guazzelli (2003) e Ferraris (2007). Ocorre no rio Jequetepeque, Peru.

1.2.99. *Rhamdiamacuspanensis*

*Rhamdiamacuspanensis* foi descrita por Weber & Wilkens (1998) e coletada nas grutas de Agua Blanca, no estado de Tabasco, México. O holótipo ZMH 8874 está depositado na coleção científica do Instituto Johann Heinrich von Thünen em Hamburgo. É considerada espécie válida por Romero & Paulson (2001), Weber et al. (2003), Nelson et al. (2004), Bichuette & Trajano (2005), Miller (2006), Proudlove (2006), Ferraris (2007), Page et al. (2013).

1.2.100. *Rhamdia laluchensis*

*Rhamdia laluchensis* foi descrita por Weber, Allegrucci & Sbordon (2003) e foi coletada nas águas subterrâneas do sistema de La Lucha, município de Ocozocoautla, Chiapas, México. O holótipo ZMH 9373 está depositado na coleção científica do Instituto Johann Heinrich von Thünen em Hamburgo. A espécie é considerada válida por Bichuette & Trajano (2005), Proudlove (2006), Ferraris (2007) e Page et al. (2013). Ocorre nos rios subterrâneos de Chiapas, México.

1.2.101. *Rhamdia guasarensis*

*Rhamdia guasarensis* descrita por Do Nascimento, Provenzano & Lundberg 2004, coletada em Surgencia del Tigre, Cerro Yolanda, bacia do rio Guasare, Serra do Perijá, Estado

de Zulia, Venezuela. O holótipo MBUCV-V 29604 está depositado no Museu de Biologia, Universidade Central de Venezuela. Espécie considerada válida por Bichuette & Trajano (2005) e Ferraris (2007). É uma espécie troglobófica, ocorre na bacia do rio Guasare, Venezuela.

#### 1.2.102. *Rhamdia enfurnada*

*Rhamdia enfurnada* foi descrita por Bichuette & Trajano (2005) coletada na Gruta do Enfurnado, bacia do rio São Francisco, Povoado de Descoberto, Município de Coribe, Serra do Ramalho, estado da Bahia, Brasil. O holótipo MZUSP 87776 está depositado Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

#### 1.2.103. Espécies de *Rhamdia* consideradas *incertae sedis*:

Existem táxons que foram relacionados ao gênero *Rhamdia* que devem ser considerados *incertae sedis*. Esses táxons não possuem informações suficientes que possam ser identificados como um membro do gênero. Esses nomes muitas vezes não possuem tipos conhecidos ou esses espécimes não estão em condições; alguns casos não apresentam localidade tipo definida e suas descrições ou ilustrações originais não possuem características suficientes para conectar o táxon em *Rhamdia*.

##### 1.2.103.1 *Silurus erythropterus*

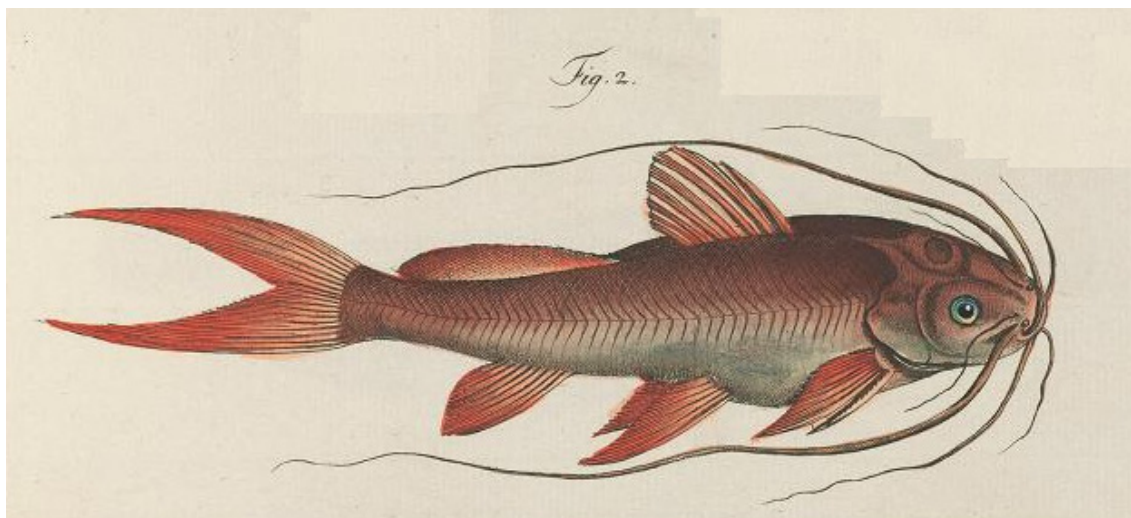
*Silurus erythropterus* foi descrito por Bloch (1794) e tem como localidade a América. Os sítipos ZMB 3048 e ZMB 8786 estão depositados no Museu de Zoologia de Berlim. DE acordo com a descrição e a ilustração original, este táxon não pode ser considerado *Rhamdia*. A ilustração original é um peixe vermelho com a nadadeira caudal lobada, com os lobos muito pontiagudos e com oito barbilhões, o que não ocorre em *Rhamdia*. Na descrição original é mencionado que as nadadeiras são vermelhas, o que não ocorre e nenhuma espécie de *Rhamdia* conhecida. A espécie é redescrita por Shaw (1804) e é chamado de pelo autor de Siluro de nadadeira vermelha; é indica como características marcantes as nadadeiras vermelhas e oito barbilhões, de acordo com o autor a espécie ocorre na América do Sul, Foi inserido em *Pimelodus* por Cuvier (1826). Sinonimizado em *Pimelodus catus* por Lacépède (1830). Sinonimizado em *Macronesaleppensis* (uma espécie asiática) por Günther (1864). De certa forma, *Silurus erythropterus* nunca foi relacionado à *Rhamdia*, Silfvergrip (1996) não

trata desse táxon em sua revisão do gênero e Ferraris (2007) trata o táxon como sinônimo questionável de *Rhamdia quelen*.

Figura 20: Ilustração original de *Silurus erythropterus*.

#### 2.102.2. *Silurus quadrimaculatus*

*Silurus quadrimaculatus* foi descrito por Bloch (1794), tendo como localidade tipo a América. O holótipo ZMB 2944 está depositado no museu de Zoologia de Berlim e é considerado perdido. Foi inserido em *Pimelodus quadrimaculatus* por Burgess (1989). É



considerado sinônimo questionável de *Rhamdia quelen* por Silfvergrip (1996), Bockmann & Guazzelli (2003) e Ferraris (2007).

Como o holótipo está perdido e a localidade tipo é inexistente, as únicas informações que restam sobre o táxon são a descrição e a ilustração originais, e ambas chamam a atenção para quatro manchas na cabeça do peixe, característica que determina seu nome. Por estas características não podemos inserir o táxon em *Rhamdia*, muito menos como sinônimo de *R. quelen* como determinou Silfvergrip (1996). Dessa forma este táxon deve ser excluído do gênero *Rhamdia*.

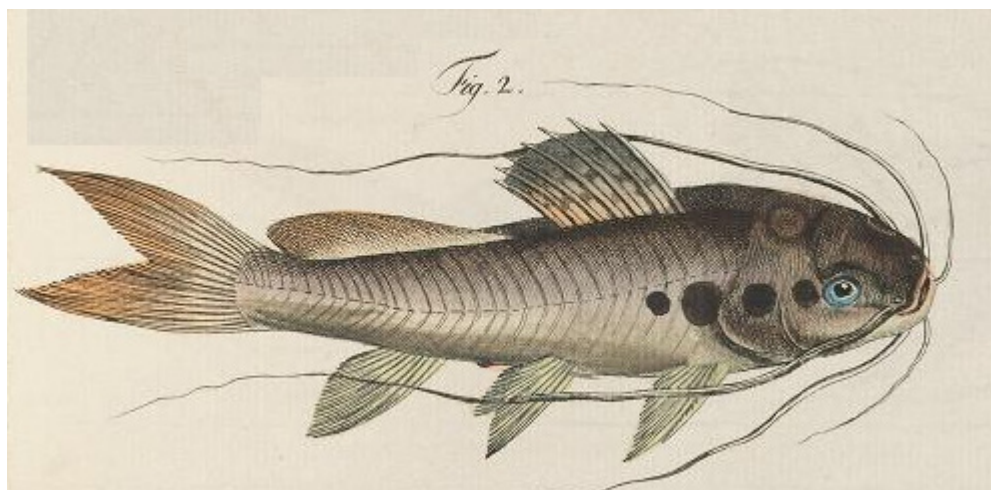


Figura 21: Ilustração original de *Silurus quadrimaculatus*.

#### 1.2.102.3. *Pimelodus argentinus*

*Pimelodus argentinus* foi descrito por Humboldt (1821) e possivelmente foi coletado no rio Magdalena, Chilloa, Colômbia. Não existe tipo conhecido. Eigenmann & Eigenmann (1888) consideram este táxon como espécie duvidosa. É considerada espécie válida por Burgess (1989) e espécie duvidosa por Nico (2001). Possivelmente não é *Rhamdia*, na descrição original da espécie os espinhos das nadadeiras dorsal e peitoral não possuem serras, e até o momento, todas as espécies de *Rhamdia* possuem serras no espinho da nadadeira peitoral.

#### 1.2.102.4. *Pimelodus velifer*

*Pimelodus velifer* foi descrita por Humboldt (1821) e coletada no rio Magdalena, Colômbia. Não possui espécime tipo. Considerada válida por Burgess (1989). Status considerada incertae por Nico (2001) e considerada espécie inquirenda na família Heptapteridae por Bockmann & Guazzelli (2003), Ferraris (2007).

#### 1.2.102.5. *Pimelodus namdia*

*Pimelodus namdia* foi mencionado pela primeira vez por Cuvier (1829) em uma nota de rodapé em alusão a ilustração de Macgrivous (17). A localidade tipo do táxon nunca foi determinada. Silfvergrip (1996) não reconhece a ilustração como o holótipo da espécie e designa o neótipo NRM 16091 (o mesmo neótipo de *R. quelen*). Silfvergrip (1996) sinonimiza o táxon em *R. quelen*. Este táxon não possui localidade tipo, a descrição não é suficiente e o desenho, que deveria ser considerado o holótipo da espécie, deixa muitas dúvidas se o táxon possa ser uma *Rhamdia*.

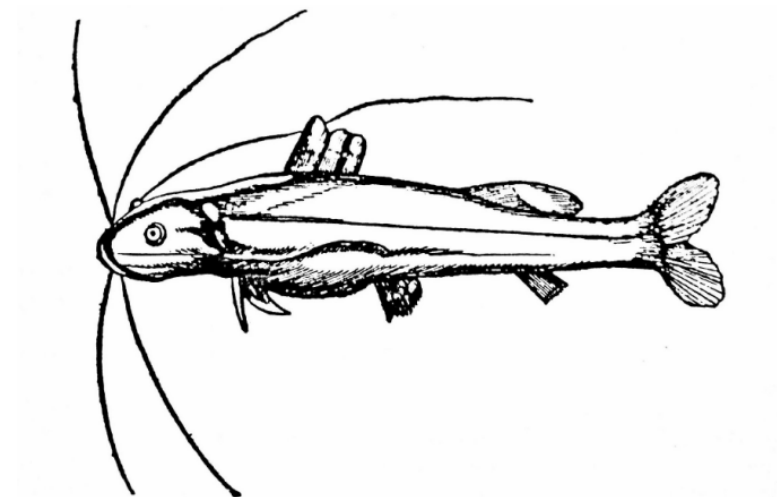


Figura 22: A “nhamdia” de Margravius (1648).

#### 1.2.102.5. *Rhamdia javanica*

*Rhamdia javanica* descrita por Bleeker (1858) e coletada em Java. É considerada espécie inquirenda em Siluriformes (Ferraris 2007, Kottelat 2013).

#### 1.2.102.6. *Silurus sapipoca*

*Silurus sapipoca* foi descrita por Natterer (1858), não possui localidade tipo e nem tipo depositado. Eigenmann e Eigenmann (1888) sinonimizaram o táxon em *R. quelen*. Silfvergrip (1996) não menciona a espécie em sua revisão do gênero.

#### 1.2.102.7. *Rhamdia schomburgkii*

*Rhamdia schomburgkii* Bleeker 1858, não possui localidade tipo e nem mesmo, espécimes tipos preservados. Silfvergrip (1996) não menciona a espécie em sua revisão. É considerada válida por Burgess (1989). Não tem como determinar se pode ser considerada *Rhamdia*.

### 1.3. Silfvergrip (1996) e a sua revisão do gênero *Rhamdia*

Silfvergrip foi o primeiro a apresentar uma longa e completa revisão do gênero *Rhamdia*. O autor analisa 2.050 espécimes ao longo de toda a distribuição do gênero, revisando todos os espécimes tipos possíveis e analisando todas as descrições originais. Suas



análises foram realizadas utilizando a morfologia externa dos espécimes e alguns poucos caracteres osteológicos.

Esse estudo traz algumas importantes contribuições, como a diagnose mais acurada e uma completa descrição morfológica e osteológica do gênero. O autor ainda descreve um extensivo histórico das espécies relacionadas à *Rhamdia*, situando ao longo da história toda a complexidade do gênero. Como principal resultado, Silfvergrip transforma os 111 nomes relacionados à *Rhamdia* em apenas 11 espécies válidas: *Rhamdia foina* (Muller & Troschel) 1849; *Rhamdia humilis* (Günther) 1864; *Rhamdia itacaiunas* Silfvergrip 1996; *Rhamdia jequitinhonha* Silfvergrip 1996; *Rhamdia laticauda* (Kner) 1857; *Rhamdia laukidi* Bleeker 1858; *Rhamdia muelleri* Günther 1864; *Rhamdia nicaraguensis* (Günther) 1864; *Rhamdia poeyi* Eigenmann & Eigenmann, 1888; *Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard) 1794.

Toda essa extensa revisão é baseada em um conceito de espécie bem definido pelo autor, levando em consideração um conceito tipológico, onde é reconhecida uma determinada espécie por um conjunto único de estados de caracteres, levando em consideração sua variação intraespecífica. Nesta extensa revisão são identificadas duas “superespécies”: *Rhamdia laticauda*, abrangendo 18 sinonímias e ocorrendo ao longo de toda a América Central; e a surpreendente *Rhamdia quelen*, abrigando 47 sinonímias e ocorrendo em toda a região neotropical.

Apesar do trabalho de Silfvergrip (1996) ser muito extenso e bem fundamentado, o autor comete muitos erros, começando pelas razoáveis descrições e diagnoses das espécies, sendo útil para alguns táxons e muito confusa para outros. Mas o grande erro do autor é referente à espécie *Rhamdia quelen* e suas sinonímias. A determinação dessa superespécie é envolta de muita controvérsia.

Foram analisadas cerca de 980 espécimes referente à *R. quelen* provenientes de quase toda a região neotropical, sendo encontradas extensas variações em todos os caracteres analisados. Porém, para Silfvergrip, toda variação encontrada está relacionada a diferenças populacionais influenciadas por fatores ambientais. O autor ainda reconhece que certos caracteres entre populações muito distantes geograficamente podem apresentar variação morfológica muito dispare. Porém, quando são analisadas populações ao longo dessa distribuição, o que se observa é uma gradação dessas características, descartando a possibilidade de separar as formas distantes.

Toda a análise referente à espécie *R. quelen* foi suportada pela estatística de componentes principais e em gráficos de regressão linear. Porém, é nítido e notório que os



dados usados por Silfvergrip foram tratados de uma forma equivocada e/ou interpretados com um grande viés. O gráfico de componentes principal não foi mostrado ao longo do trabalho e os gráficos de regressão demonstram essa total falta de critérios. Todos os 980 indivíduos de *R. quelen* são analisados no gráfico sem distinção de população, localidade, morfótipo ou qualquer outro tratamento. Dessa maneira, não é possível observar ou testar possíveis diferenças entre as populações analisadas.

Toda essa grande variação observada por Silfvergrip apareceu na diagnose do gênero, que foi descrita da seguinte maneira: *Rhamdia* é diagnosticada dos seus congêneres pelo conjunto dos seguintes caracteres: espinho da nadadeira peitoral com espinhos nos dois lados; lobos da nadadeira caudal iguais em tamanho ou o superior menor; membrana inter-radial E1/H1 menor que 2/3 do comprimento do raio E1/H1; com ou sem múltiplos poros na cabeça; abertura da aba da narina posterior aberta posteriormente; 5-16 rastros branquiais; 36-44 vértebras pós-weberianas; olhos de tamanho médio; com ou sem banda lateral; como ou sem manchas; com ou sem mancha escura sobre a nuca. Fica muito evidente que a diagnose de *R. quelen* é muito ambígua e abrangente, não servindo para o diagnóstico adequado da espécie. Ao longo do estudo de Silfvergrip fica nítido que *R. quelen* é composta por um complexo de diferentes formas negligenciado pelo autor.

Além dos gráficos pouco informativos e a diagnose inapropriada, o tratamento dado por Silfvergrip para os espécimes tipos e suas descrições originais é problemático. Em alguns casos, ele reconhece que os espécimes e suas descrições originais apresentam diferenças significativas, mas prefere sinonimizá-las com *R. quelen*, considerando que não são diferenças estatisticamente significativas. Em outros casos, o autor simplesmente insere o táxon em *R. quelen* por simplesmente apresentar serras e ambos os lados do espinho da nadadeira peitoral. O autor chega a sinonimizar espécies alegando falta de espécimes para serem analisados. Ao ler algumas de suas justificativas, fica evidente que se o táxon não se enquadrava em uma de suas outras 10 espécies o autor sinonimizava o táxon em *R. quelen*, sem apresentar uma definição razoável para essa ação.

O maior problema das decisões taxonômicas de Silfvergrip foi a designação do neótipo de *R. quelen*. O holótipo é dado como perdido, então, Silfvergrip (1996) designou como neótipo o exemplar NRM 16091 do rio Ucayali na Amazônia peruana. Na publicação original da descrição de *Rhamdiaquelen* de Quoy & Gaimard (1824) está bem definido que o tipo original foi coletado na bacia hidrográfica da baía do Rio de Janeiro (hoje conhecida como Baía de Guanabara).

A bacia amazônica é biogeograficamente distinta, isolada e distante da localidade tipo original: a bacia hidrográfica da baía de Guanabara, na costa atlântica brasileira. A escolha de um espécime da Amazônia peruana como neótipo foi um grave erro cometido por Silfvergrip (1996). Em sua tese ele descreve que os pesquisadores do período de 1800 poderiam confundir o Rio de Janeiro com Montevideu, sendo assim, muito difícil definir a localidade tipo de *Rhamdia quelen*. Essa justificativa não procede, uma vez que na publicação original fica muito claro que a localidade tipo é a bacia hidrográfica da Baía de Guanabara, provavelmente no rio Macacu.

Mesmo que fosse possível confundir o Rio de Janeiro com Montevideu, não se justifica a escolha de um neótipo da região amazônica peruana. O código internacional da nomenclatura zoológica não permite essa escolha: "ICZN Article 75.3. Qualifying conditions. A neotype is validly designated when there is an exceptional need and only when that need is stated expressly and when the designation is published with the following particulars: 75.3.6. evidence that the neotype came as nearly as practicable from the original type locality [Art. 76.1] and, where relevant, from the same geological horizon or host species as the original name-bearing type (see also Article 76.3 and Recommendation 76A.1)"; e na seção F "76.3. Type locality determined by the neotype. The place of origin of the neotype becomes the type locality of the nominal species-group taxon, despite any previously published statement of the type locality". Assim, é evidente que a designação do neótipo de *Rhamdia quelen* feita por Silfvergrip não é válida, sendo necessária a designação de um novo neótipo coletado na bacia hidrográfica da baía de Guanabara.

A pesquisa de Silfvergrip (1996) foi questionada por vários autores, uma vez que os dados utilizados foram baseados em estudos realizados com poucos espécimes e muitas lacunas na distribuição geográfica dos espécimes examinados, sendo também reconhecida a falta de caracteres robustos para o diagnóstico dessas espécies. Tendo em conta as deficiências na pesquisa de Silfvergrip (1996), muitos estudos foram realizados na tentativa de elucidar a situação taxonômica de algumas espécies de *Rhamdia* (Galvis et al 1997, Greenfield & Thomerson, 1998; Weber & Wilkins 1998; Romero & Paulson, 2001 Wilkens 2001; Lopez et al 2002; Perdices et al 2002; Weber et al 2003). Apesar desses esforços, o número de espécies válidas permaneceu incerto, com onze espécies válidas listadas por Bockmann & Guazelli (2003) e 17 espécies listadas por Ferraris (2007) e um grande número de espécies nominais sob seus sinônimos. As espécies válidas listadas por Ferraris (2007) incluem: *Rhamdia quelen* Quoy & Gaimard, 1824; *Rhamdia foina* Müller & Troschel, 1849;

*Rhamdia laukidi* Bleeker, 1858; *Rhamdia laticauda* Kner, 1858; *Rhamdia humilis* Günther, 1864; *Rhamdia muelleri* Günther, 1864; *Rhamdia nicaraguensis* Günther, 1864; *Rhamdia parryi* Eigenmann & Eigenmann, 1888, *Rhamdia reddelli* Miller, 1984; *Rhamdia poeyi* Eigenmann & Eigenmann, 1888; *Rhamdia jequitinhonha* Silfvergrip, 1996; *Rhamdia xetequepeque* Silfvergrip, 1996; *Rhamdia itacaiunas* Silfvergrip, 1996; *Rhamdia macuspanensis* Weber & Wilkens, 1998; *Rhamdia laluchensis* Weber, Allegrucci & Sbordoni, 2003; *Rhamdia guasarensis* Do Nascimento, Provenzano & Lundberg, 2004; and *Rhamdia enfurnada* Bichuette & Trajano, 2005. Depois de 2007, duas novas espécies foram descritas: *Rhamdia gabriellae* Angrizani & Malabarba 2017 e *Rhamdia eurycephala* Angrizani & Malabarba 2017 e oito espécies foram revalidadas: *Rhamdia velifer* (Humboldt 1821); *Rhamdia schomburgkii* Bleeker 1858; *Rhamdia cinerascens* (Günther, 1860); *Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864); *Rhamdia parryi* Eigenmann & Eigenmann 1888; *Rhamdia branneri* Haseman, 1911; *Rhamdia voulezi* Haseman, 1911; *Rhamdia saijaensis* Rendahl, 1941; *Rhamdia reddelli* Miller 1984; *Rhamdia zongolicensis* Wilkens 1993, resultando em 27 espécies válidas reconhecidas atualmente para o gênero.

## 2. Objetivos

O objetivo principal dessa tese é revisar o complexo de espécies *Rhamdia quelen*. Para tanto, foram desenvolvidas as seguintes atividades:

- Estudo biogeográfico de populações de *R. quelen* ao longo da América do Sul através de sequências de DNA nuclear e mitocondrial, com inferências Bayesianas e datação dos grupos obtidos.
- Revisados dos tipos disponíveis das espécies nominais na sinonímia de *R. quelen*.
- Análise da morfologia externa, e quando possível, da interna de espécimes de *Rhamdia* coletados ao longo das principais drenagens da América do Sul.
- Descrição das espécies novas e redescritção das espécies revalidadas da sinonímia de *Rhamdia quelen*.

### 3. Material e métodos

#### 3.1. Amostras

O estudo foi focado na resolução do complexo de espécies *R. quelen*. Foram utilizadas 238 amostras de tecidos referentes ao grupo, coletados ao longo de toda a distribuição do táxon. Foram utilizadas amostras de *R. laticauda* e *R. cinerascens* como representantes de *Rhamdia* transandinas. Como grupos externos foram usados amostras das espécies *Acentronichthys leptos*, *Rhamdioglanis frenatus*, *Imparfinis mishky*, *Taunaya bifasciata*, *Heptapterus mustelinus* e *Pimelodus maculatus*. A relação dos tecidos utilizados é encontrada na tabela 1.

Para as análises morfológicas, que inclui medidas e contagens, foram utilizadas xxx amostras. A relação desses espécimes é encontrada mais adiante, na descrição morfológica de cada espécie.

Tabela 1: Relação das amostras analisadas no estudo genético.

<b>Species</b>	<b>N</b>	<b>Drainage</b>	<b>Sub-drainage</b>	<b>Lote</b>
<i>R. aff. quelen</i>	1	Lagoa dos Patos	Rio dos Sinos	UFRGS 23328
<i>R. aff. quelen</i>	2	Lagoa dos Patos	Rio dos Sinos	UFRGS 19665
<i>R. aff. quelen</i>	2	Lagoa dos Patos	Rio dos Sinos	UFRGS 19375
<i>R. aff. quelen</i>	4	Lagoa dos Patos	Rio Caí	UFRGS 23327
<i>R. aff. quelen</i>	4	Lagoa dos Patos	Rio Caí	UFRGS 19663
<i>R. aff. quelen</i>	1	Lagoa dos Patos	Upper Rio Jaguarão	UFRGS 20046
<i>R. aff. quelen</i>	4	Lagoa dos Patos	Upper Rio Jaguarão	UFRGS 20047
<i>R. aff. quelen</i>	2	Lagoa dos Patos	Upper Rio Camaquã	UFRGS 19725
<i>R. aff. quelen</i>	2	Lagoa dos Patos	Lower Rio Camaquã	UFRGS 18424
<i>R. aff. quelen</i>	3	Lagoa dos Patos	Lower Rio Camaquã	UFRGS 18425
<i>R. aff. quelen</i>	2	Lagoa dos Patos	Upper Rio das Antas	MCP 48673
<i>R. aff. quelen</i>	2	Lagoa dos Patos	Upper Rio das Antas	MCP 48685
<i>R. aff. quelen</i>	1	Lagoa dos Patos	Upper Rio das Antas	MCP 48674
<i>R. aff. quelen</i>	1	Lagoa do Patos	Upper Rio Taquari	UFRGS 20059
<i>R. aff. quelen</i>	3	Lagoa do Patos	Upper Rio Taquari	UFRGS 20058
<i>R. aff. quelen</i>	2	Lagoa do Patos	Upper Rio Taquari	UFRGS 23166
<i>R. aff. quelen</i>	1	Lagoa do Patos	Upper Rio Taquari	UFRGS 22869
<i>R. aff. quelen</i>	1	Lagoa do Patos	Upper Rio Taquari	UFRGS 19535
<i>R. aff. quelen</i>	3	Lagoa dos Patos	Upper Rio Jacuí	UFRGS 18358
<i>R. aff. quelen</i>	2	Lagoa dos Patos	Upper Rio Jacuí	UFRGS 18359
<i>R. aff. quelen</i>	2	Lagoa dos Patos	Upper Rio Jacuí	UFRGS 18226
<i>R. aff. quelen</i>	3	Lagoa dos Patos	Upper Rio Jacuí	UFRGS 23530
<i>R. aff. quelen</i>	1	Lagoa dos Patos	Upper Rio Jacuí	UFRGS 23345
<i>R. aff. quelen</i>	3	Lagoa dos Patos	Upper Rio Jacuí	UFRGS 19369
<i>R. aff. quelen</i>	5	Tramandaí	Lagoa dos Quadros	UFRGS 17717
<i>R. aff. quelen</i>	5	Tramandaí	Lagoa Itapeva	UFRGS 19424
<i>R. aff. quelen</i>	5	Araranguá	Lower Rio Araranguá	UFRGS 21360
<i>R. aff. quelen</i>	3	Tubarão	Lower Rio Tubarão	UFRGS 21369
<i>R. aff. quelen</i>	2	Tubarão	Lower Rio Tubarão	UFRGS 21378
<i>R. aff. quelen</i>	1	Tijucas	Lower Rio Tijucas	UFRGS 18488
<i>R. aff. quelen</i>	1	Tijucas	Lower Rio Tijucas	UFRGS 21083

<i>R. aff. quelen</i>	1	Tijucas	Lower Rio Tijucas	UFRGS 21084
<i>R. aff. quelen</i>	1	Itapocú	Lower Rio Itapocu	UFRGS 21086
<i>R. aff. quelen</i>	2	Itapocú	Lower Rio Itapocu	LBP 20154
<i>R. aff. quelen</i>	2	Itajaí	Lower Rio Itajaí	UFRGS 21505
<i>R. aff. quelen</i>	2	Itajaí	Lower Rio Itajaí	UFRGS 21212
<i>R. aff. quelen</i>	2	Itajaí	Lower Rio Itajaí	UFRGS 21514
<i>R. aff. quelen</i>	6	Itajaí	Upper Rio Itajaí	UFRGS 19905
<i>R. aff. quelen</i>	2	Acarí	Rio Acarí	UFRGS 11934
<i>R. aff. quelen</i>	4	Acarí	Rio Acarí	UFRGS 21214
<i>R. aff. quelen</i>	1	Guaraqueçaba	Rio Serra negra	UFRGS 12459
<i>R. aff. quelen</i>	1	Ribeira	Lower Ribeira do Iguape	UFRGS 12399
<i>R. aff. quelen</i>	3	Ribeira	Lower Ribeira do Iguape	LBP 6843
<i>R. aff. quelen</i>	3	Ribeira	Lower Ribeira do Iguape	LBP 7496
<i>R. aff. quelen</i>	7	Ribeira	Lower Ribeira do Iguape	LBP 7395
<i>R. aff. quelen</i>	1	Ribeira	Lower Ribeira do Iguape	LBP 7432
<i>R. aff. quelen</i>	1	Ribeira	Lower Ribeira do Iguape	LBP 16840
<i>R. aff. quelen</i>	1	Ribeira	Lower Ribeira do Iguape	LBP 20201
<i>R. aff. quelen</i>	2	Itanhenhem	Lower Itanhenhem	UFRGS 18706
<i>R. aff. quelen</i>	1	Itanhenhem	Lower Itanhenhem	LBP 20214
<i>R. aff. quelen</i>	2	Picinguaba	Upper Rio Picinguaba	UFRGS 13691
<i>R. aff. quelen</i>	1	Mambucaba	Rio Pereque	LBP 7890
<i>R. aff. quelen</i>	3	Itagaré	Rio Itagaré	UFRGS 13652
<i>R. aff. quelen</i>	3	Itapanhau	Rio Itapanhau	LBP 14299
<i>R. aff. quelen</i>	1	Baía de Guanabara	Rio Macacu	MNRJ 46842
<i>R. aff. quelen</i>	2	Baía de Guanabara	Rio Macacu	MNRJ 43525
<i>R. aff. quelen</i>	2	Baía de Guanabara	Rio Suruí	MNRJ 41526
<i>R. aff. quelen</i>	1	Baía de Guanabara	Rio Paraíso	MNRJ 9763
<i>R. aff. quelen</i>	1	Baía de Guanabara	Rio Iguaçu	MNRJ 43148
<i>R. aff. quelen</i>	1	Paraíba do sul	Upper Paraíba do Sul	UFRGS
<i>R. aff. quelen</i>	2	Paraíba do sul	Medium Paraíba do Sul	LBP 8033
<i>R. aff. quelen</i>	1	Paraíba do sul	Medium Paraíba do Sul	LBP 10692
<i>R. aff. quelen</i>	1	Paraíba do sul	Medium Paraíba do Sul	LBP 2117

<i>R. aff. quelen</i>	1	Paraíba do sul	Medium Paraíba do Sul	LBP 16350
<i>R. aff. quelen</i>	2	Doce	Lower Rio Doce	UFRGS
<i>R. aff. quelen</i>	1	Doce	Lower Rio Doce	LBP 3449
<i>R. aff. quelen</i>	1	São Francisco	Upper São Francisco	LBP 6507
<i>R. aff. quelen</i>	1	São Francisco	Upper São Francisco	LBP 8951
<i>R. aff. quelen</i>	2	São Francisco	Upper São Francisco	LBP 17406
<i>R. aff. quelen</i>	2	São Francisco	Upper São Francisco	LBP 8965
<i>R. aff. quelen</i>	1	São Francisco	Upper São Francisco	LBP 16305
<i>R. aff. quelen</i>	1	São Francisco	Upper São Francisco	LBP 16317
<i>R. aff. quelen</i>	2	Paraná	Upper Rio Paraná	UFRGS 15354
<i>R. aff. quelen</i>	2	Paraná	Upper Rio Paraná	LBP 17403
<i>R. aff. quelen</i>	1	Uruguai	Upper Rio Uruguai	LBP 13042
<i>R. aff. quelen</i>	1	Uruguai	Upper Rio Uruguai	LBP 13068
<i>R. aff. quelen</i>	2	Uruguai	Medium Rio Uruguai	UFRGS 23532
<i>R. aff. quelen</i>	2	Uruguai	Medium Rio Uruguay	UFRGS 23533
<i>R. aff. quelen</i>	2	Uruguai	Medium Rio Uruguay	UFRGS 23531
<i>R. aff. quelen</i>	2	Uruguai	Medium Rio Uruguay	UFRGS 23534
<i>R. aff. quelen</i>	5	Uruguai	Medium Rio Uruguai	UFRGS 23529
<i>R. aff. quelen</i>	1	Uruguai	Rio Negro	UFRGS 14569
<i>R. aff. quelen</i>	2	Tapajós	Upper Rio Tapajos	LBP 20813
<i>R. aff. quelen</i>	1	Madeira	Upper Rio Madeira	LBP 12118
<i>R. aff. quelen</i>	1	Madeira	Upper Rio Madeira	LBP 10962
<i>R. aff. quelen</i>	1	Ucayali	Upper Ucayali	LBP 3296
<i>R. gabriellae</i>	5	Tramandai	Rio Maquiné	UFRGS 19093
<i>R. gabriellae</i>	15	Tramandai	Rio Maquiné	UFRGS 19094
<i>R. gabriellae</i>	10	Tramandai	Rio Três Forquilhas	UFRGS 18034
<i>R. gabriellae</i>	8	Mampituba	Upper Rio Mampituba	UFRGS 19902
<i>R. gabriellae</i>	10	Araranguá	Upper Rio Araranguá	UFRGS 19903
<i>R. eurycephala</i>	10	Tubarão	Upper Rio Tubarão	UFRGS 19904
<i>R. guatemalensis</i>	1	Belize	Rio Belize	LBP 19584
<i>R. cineracens</i>	2	Guayas	Rio Guayas	LBP 19332

### 3.2. Procedimentos moleculares

O DNA total foi extraído de tecidos conservados em álcool 96% seguindo o método de CTAB (Doyle & Doyle, 1987) modificado, de acordo com o seguinte protocolo:

- Macerar a amostra e colocá-la em um microtubo de 1,5 mL;
- Adicionar 500 µL da solução de CTAB, utilizar a capela;
- Adicionar 50 µL de β-mercapto-etanol, utilizar a capela;
- Adicionar 15 µL de Proteinase K (20 mg/ml);
- Incubar em banho Maria a 60° C por, pelo menos, uma hora ou até que o tecido esteja digerido, agitando (vórtex) a cada 15 min;
- Espere uns minutos para esfriar os tubos. Na capela, adicionar 500 µl de CIA (clorofórmio: álcool isoamílico) 24:1;
- Agitar os tubos manualmente por uns 3 min. (ficar virando eles, não sacudir);
- Centrifugar por 20 min. a 14.000 rpm;
- Com muito cuidado recolher a fase aquosa (fase superior - as fases não podem ser misturadas) e transferir para outro microtubo de 1,5 ml (cuidar para não encostar a ponteira na interface entre as fases. É melhor deixar sobrar volume do sobrenadante (fase superior) do que encostar na interface ou na segunda fase). Fazer na capela;
- Adicionar 2/3 do volume da fase aquosa recolhida de isopropanol absoluto gelado;
- Misture gentilmente até a solução ficar homogênea;
- Deixar precipitando no freezer de uma a duas horas (dependendo da quantidade de DNA vista na fase anterior);
- Centrifugar por 20 min. A 14.000 rpm e descartar o sobrenadante;
- Lavar 2x o pellet com 400 µl de etanol 70%, distribuindo o álcool pelas paredes do tubo para retirar impurezas;



- Colocar 200 µl de etanol absoluto gelado e em seguida descartar o álcool;
- Deixar o pellet secar colocando os tubos invertidos sobre um papel toalha por mais ou menos 20 min., ou aquecer em estufa (37° C);
- Quando o tubo estiver completamente seco, adicionar 50-150 µl de TE 1x (dependendo do tamanho do pellet) e 2 µl de RNase (nós usamos 2 µl pois não temos pipeta para menos, o ideal seria 0,25 – 1,5 µl, mais econômico e funciona igual);
- Deixar em banho-maria a 37°C por 1h e posteriormente, 24h em temperatura ambiente.

Os marcadores molecular utilizados nesse estudo foram o gene COI e o gene CitB, ambos do mtDNA e o gene MyH6 e Rag2, ambos do nDNA. Os fragmentos de DNA foram amplificados através da técnica de PCR (*Polymerase ChainReaction*) em reações de 20 µl contendo 10–50 ng DNA, 0,2 µM de cada *primer*, 0,2 mM de dNTP, 1X de Tampão, 1,5 µM de MgCl<sub>2</sub> e 1U de Platinum Taq DNA polymerase (Invitrogen, São Paulo, SP, Brazil). Os primers utilizados se encontram na tabela 2 e as condições para amplificação dos fragmentos estão na tabela 3.

Tabela 2: Lista dos *primers* utilizados.

Marcador	Primer	Referencia
Coi	FishF2_t1 5'TGTAACGACGCGCCAGTCGACTAATCATAAAGATATCGGCAC3'	Ivanova et al. 2000
	VF2_t1 5'TGTAACGACGCGCCAGTCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC3'	
	FishR2_t1 5'TGTAACGACGCGCCAGTCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC3'	
	FR1d_t1 5'CAGGAAACAGCTATGACACCTCAGGGTGTCCGAARAAYCARAA3'	
CitB	GLUD-L 5'TGACTTGAARAACCAAYCGTTG3'	Palumbi, 1991
	CB3-H 5'GGCAAATAGGAARTATCATTC3'	
MyH6 1° PCR	F459 5'CATMTTYTCCATCTCAGATAATGC3'	Li et al., 2007
	R1325 5'ATTCTCACCACCATCCAGTTGAA3'	
MyH6 2° PCR	F507 5'GGAGAATCARTCKGTGCTCATCA3'	Li et al., 2007
	R1322 5'CTCACCACCATCCAGTTGAACAT3'	
Rag2	MGF1 5'TGYTATCTCCACCTCTGCGYTACC3'	Hardmann, 2004
	MHR1 5'TCATCCTCCTCATCKTCTCWTGTA3'	

Tabela 3: Condições de amplificação do *primer* utilizados.

	COI	CitB	1° MyH6	2° MyH6	Rag2
Desnaturação inicial	94°/10min	94°/5min	94°/3min	94°/5min	95°/2min
N° de ciclos	35x	35x	30x	30x	30x
Desnaturação	94°/30seg	94°/30seg	94°/30seg	94°/30seg	95°/30seg
Anelamento	52°/40seg	48°/30seg	50°/45seg	62°/45seg	50°/30seg
Extensão	72°/1min	72°/1min	72°/1min30seg	72°/1min30seg	72°/1min30seg
Extensão final	72°/10min	72°/7min	72°/5min	72°/5min	72°/5min

Os produtos das reações de PCR foram analisados através de eletroforese em gel de agarose 1,5% corados com GelRed. Os produtos dos PCRs foram purificados com as enzimas ExoSap (GE healthcare). Os procedimentos de extração DNA, amplificação por PCR, eletroforese e purificação dos produtos de PCR foram realizados no Laboratório de Biologia Molecular do Programa de Pós-graduação em Biologia Animal da UFRGS.

Os fragmentos amplificados foram sequenciados pela empresa ACTGene (Porto Alegre). As sequências obtidas foram alinhadas no software ClustalW (Thompson et al., 1994) implementado no software MEGA 6 (Tamura et al., 2013).

### 3.2.1 Análise dos dados

A diversidade haplotípica, frequência nucleotídica, diversidade nucleotídica e a identificação dos haplótipos foram calculadas utilizando o programa DnaSP (Rozas et al. 2003). A rede de haplótipos foi realizada utilizando o programa Network 4.1.1.0 ([www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm](http://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm)) utilizando o algoritmo Mediam Joining. Os testes de neutralidade seletiva D de Tajima (Tajima, 1989) e *F<sub>s</sub>* de Fu (Fu, 1997) foram realizados no programa ARLEQUIN 3.11 (Excoffier et al., 2005). Quando necessário, foi calculado o índice de fixação (*F<sub>st</sub>*) par-a-par entre as populações (Wright 1978) e realizadas análises de variação molecular (AMOVA), ambos calculados no programa Arlequin 3.5 (Excoffier et al. 2005).

As relações filogenéticas entre as amostras analisadas foram inferidas através de inferência Bayesiana utilizando árvores de genes, gerado no programa MrBayes 3.2.2 (Ronquist *et al.*, 2012), e árvores de espécies, utilizando o programa BEAST 1.8.3 (Drummond & Rambaut, 2007). Os modelos evolutivos foram encontrados utilizando o

programa Partition-Finder (Lanfear *et al.*, 2012) empregando *Bayesian Information Criterion* (BIC).

Um relógio molecular estrito foi aplicado para estimar o tempo de divergência entre as linhagens obtidas. Foi escolhido este relógio por se tratar de um complexo de espécie e espécies muito próximas filogeneticamente (Li & Drummond, 2012). Foi assumida uma taxa de evolução molecular de 0.001/site/milhões de anos para os marcadores do DNA mitocondrial (Bermingham *et al.*, 1997; Reeves & Bermingham, 2006; Ornelas-Garcia *et al.*, 2008). A taxa de evolução dos marcadores nucleares foi calibrada em função da taxa do DNA mitocondrial. As árvores de genes foram construídas com pelo menos 10 milhões de passos MCMC e as árvores de espécies foram obtidas com pelo menos 200 milhões de passos MCMC. Ambas as análises foram verificadas a cada 1000 passos; a eficiência das cadeias foram observadas no programa TRACER 1.5 (Rambaut *et al.*, 2014) usando 10% *burn-in*.

### 3.3. Procedimentos Morfológicos

As linhagens recuperadas nas análises genéticas tiveram sua morfologia externa analisada através de contagens e medidas, e quando possível, foram analisadas características osteológicas. Estas linhagens foram comparadas com os espécimes tipo existentes para os diferentes táxons do gênero, onde foi possível ser ligadas ou excluídas dos nomes disponíveis para o gênero *Rhamdia*.

Os dados merísticos, morfométricos e osteológicos tomados nos exemplares examinados baseiam-se nos trabalhos de Guedes (1980), Silfvergrip (1996) e Anza (2006). Os dados merísticos foram tomados com o auxílio de microscópio estereoscópico, quando necessário, e correspondem às contagens em geral:

- Raios ramificados da nadadeira anal;
- Raios da nadadeira dorsal;
- Raios da nadadeira peitoral;
- Raios da nadadeira pélvica;
- Raios ramificados do lobo superior da nadadeira caudal;
- Raios ramificados do lobo inferior da nadadeira caudal;
- Total de raios branquiostegais;
- Rastros do ramo inferior do primeiro arco branquial;
- Total de vértebras entre a vértebra Weberiana e o complexo ural.

Os dados morfométricos foram obtidos com paquímetro digital, medindo de ponto-a-ponto do lado esquerdo de cada exemplar, ao total foram levantadas xx medidas de cada espécime:

- Comprimento padrão - medido da ponta do focinho à inserção da nadadeira anal;
- Largura do corpo 1 - medida no ponto de maior largura do cleitro, posterior à origem do espinho das nadadeiras peitorais;
- Largura do corpo 2 - Largura do corpo na origem das nadadeiras pélvicas;
- Altura do corpo - medida na origem do primeiro raio da nadadeira dorsal;
- Distância pré-dorsal - medida da ponta do focinho à origem do primeiro raio da nadadeira dorsal;
- Distância dorsal-caudal - medida da origem do último raio da nadadeira dorsal à inserção da nadadeira caudal;
- Distância entre as nadadeiras dorsal e adiposa - medida da origem do último raio da nadadeira dorsal à origem da nadadeira adiposa;
- Distância pré-peitoral - medida da ponta do focinho à origem da nadadeira peitoral;
- Distância pré-ventral - medida da ponta do focinho à origem da nadadeira pélvica;
- Distância pré-anal - medida da ponta do focinho à origem do primeiro raio da nadadeira anal;
- Distância pélvica-anal - medida da origem da nadadeira pélvica à origem do primeiro raio da nadadeira anal;
- Comprimento do pedúnculo caudal - medido da origem do último raio da nadadeira anal à inserção da nadadeira caudal;
- Altura do pedúnculo caudal - altura do corpo na extremidade posterior da origem da nadadeira adiposa;
- Comprimento da nadadeira pélvica - medido da origem à extremidade do primeiro raio da nadadeira pélvica;
- Comprimento da base da nadadeira anal - medido da origem do primeiro raio à origem do último raio da nadadeira;
- Comprimento da nadadeira anal - medido da origem do primeiro raio à projeção, no corpo, da extremidade posterior da nadadeira;
- Comprimento da base da nadadeira dorsal - medido da origem do primeiro raio à origem do último raio da nadadeira;

- Altura da nadadeira dorsal - medida da origem da nadadeira à extremidade do primeiro raio mole;
- Comprimento do espinho da nadadeira dorsal - medido da origem à extremidade do espinho, considerando apenas a porção enrijecida do espinho;
- Comprimento do espinho da nadadeira peitoral - medido da origem à extremidade do espinho, considerando apenas a porção enrijecida do espinho;
- Comprimento da base da nadadeira adiposa - medido da origem anterior à origem posterior da nadadeira;
- Comprimento da cabeça - medido da ponta do focinho à margem posterior óssea do opérculo;
- Comprimento do focinho - medida da ponta do focinho ao centro das órbitas;
- Altura do focinho - medida vertical da altura da cabeça pelo centro das órbitas;
- Altura da cabeça - medida vertical da altura da cabeça na base do processo supra-occipital;
- Diâmetro da órbita - medido na maior horizontal entre as margens anterior e posterior da órbita;
- Distância interorbital - menor distância entre as órbitas;
- Largura da boca - medida de uma extremidade à outra, incluindo o sulco submandibular presente em cada uma das extremidades;
- Distância entre os barbilhões maxilares – medida entre as margens externas das bases dos barbilhões maxilares;
- Distância entre as narinas anteriores – medida entre as margens externas das narinas anteriores;
- Distância entre as narinas posteriores – medida entre as margens externas das narinas posteriores;
- Distância entre as narinas – medida entre a margem anterior da narina anterior e a margem posterior da narina posterior;
- Distância entre a narina posterior e olho – medida entre a margem anterior da narina posterior e a margem anterior da órbita.

As informações osteológicas foram tomadas a partir de exemplares diafanizados segundo a técnica de Taylor & Van Dyke (1985), que consiste basicamente de quatro etapas: clareamento e despigmentação, digestão de tecidos moles, coloração de cartilagens e

coloração dos ossos. O clareamento e a despigmentação dos tecidos são realizados em solução de Peróxido de Hidrogênio ( $H_2O_2$ ) e Hidróxido de Potássio (KOH). A digestão enzimática de tecidos moles é realizada em uma solução com tripsina. A coloração de cartilagens é feita em solução de azul de alcian e a coloração de ossos é feita em solução de vermelho de alizarina.

#### **4. Capítulo 1**

Artigo submetido e aceito para publicação no periódico Zootaxa.

**Morphology and molecular data reveal the presence of two new species under *Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824) (Siluriformes: Heptapteridae) species complex**

RAFAEL C. ANGRIZANI and LUIZ R. MALABARBA

*Laboratório de Ictiologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul – UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, Bloco 4, prédio 43.435. 91501-970 Porto Alegre, RS, Brazil*

**Abstract**

The eustatic movements triggered by glaciations during the Quaternary have shaped the landscape of Brazilian Atlantic Coast. Cyclic sea-level changes either isolated or connected freshwater fish populations, impacting their distribution and diversification. *Rhamdia quelen* has been widely recorded from the Brazilian Atlantic Coastal rivers, but it is also considered a species complex. A phylogeographic study carried out using three molecular

markers of mtDNA and one of nDNA in the populations of *Rhamdia* from the hydrographic basins of Southern Atlantic Coast of Brazil recovered three evolutionarily distinct groups: one represented by the populations found in lowlands of all studied watersheds; the second group composed of populations found in the upper tributaries of the rio Araranguá, rio Mampituba and rio Tramandaí; and a third group found exclusively in the upper portions of rio Tubarão. The genetic divergences among these three lineages of *Rhamdia* is discussed according to sea level changes in the Quaternary. Two new species of *Rhamdia* are diagnosed and described based on morphological and molecular evidence.

## Resumo

Os movimentos eustáticos, desencadeados pelas glaciações durante o Quaternário, moldaram a paisagem da costa atlântica brasileira. Essas mudanças cíclicas do nível do mar isolaram ou conectaram populações de peixes de água doce, impactando sua distribuição e diversificação. *Rhamdia quelen* tem sido amplamente registrada nos rios da costa atlântica brasileira, sendo considerada um complexo de espécies. Assim, foi realizado um estudo filogeográfico que utilizou três marcadores moleculares do mtDNA e um do nDNA em populações de *Rhamdia* das bacias hidrográficas do sul da costa atlântica brasileira. Foram encontrados três grupos evolutivamente distintos: um representado pelas populações encontradas nas terras baixas de todas as bacias hidrográficas estudadas; o segundo grupo composto por populações encontradas na porção alta dos rios Araranguá, Mampituba e Tramandaí; e um terceiro grupo, encontrado exclusivamente na porção alta do rio Tubarão. As divergências genéticas entre essas três linhagens de *Rhamdia* são relacionadas aos movimentos eustáticos do Quaternário. Esses três grupos foram analisados morfolologicamente, resultando na diagnose e descrição de duas novas espécies de *Rhamdia*.

**Key words:** Atlantic coastal drainages, Integrative taxonomy, Neotropical fishes,



Phylogeography, Sea level changes.

**Running Title:** Description of two new species of *Rhamdia*

## Introduction

The landscape of the Southern Brazilian Atlantic coastal region is formed by many isolated hydrographic basins known as Coastal Drainages of Southeastern Brazil (CDSEB). These small drainages are separated from other continental drainages by the scarped mountainous region along the eastern face of Brazilian crystalline shield (Ribeiro, 2006). Since the separation of the Gondwana continent (~180 Ma), this region has been shaped by successive geological processes, starting with the megadome uplift, followed by active tectonic processes which resulted in block failures and headwaters capture, and more recently by erosive events (Ribeiro, 2006).

During the Pleistocene glacial period (~2.6 Ma), lower sea levels exposed continental shelves, permitting low-lying paleodrainages to join rivers that are now isolated (Weitzman, Menezes & Weitzman, 1988; Dias *et al.*, 2014; Thomaz *et al.*, 2015). Over the past 500 Ka, marine transgression events helped shape the Southern Brazil Atlantic coastal region by forming large sand barriers that impounded a large complex of lagoons (Villwock & Tomazelli, 1995; Tomazelli *et al.*, 2000). This complex geological history, combined with the isolation of small drainages and the existence of Atlantic Rainforest, makes this region a hotspot of biodiversity (Myers *et al.*, 2000), with one of the highest endemism rates for freshwater fishes in the Neotropics (Vari, 1988; Weitzman, *et al.*, 1988; Bizerril, 1994; Buckup, 2011).

Silfvergrip (1996) completed a thorough taxonomic revision of the genus *Rhamdia* synonymizing 47 nominal species into *Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824). This action established a broad geographic distribution for the species, from southern Mexico to central Argentina. The diagnosis of *R. quelen* proposed by Silfvergrip (1996), however, is too general to be useful and embraces several different morphotypes under a single name. Subsequent work proposed to revalidate some of the species in the synonymy of *R. quelen* (Greenfield & Thomerson, 1997; Galvis *et al.*, 1997; Bussing, 1998; Romero & Paulson, 2001; Wilkens, 2001; Lopez *et al.*, 2002; Perdices *et al.*, 2002; Weber *et al.*, 2003; Hernandez *et al.*, 2015; Garavello & Shibata, 2016). Nevertheless *R. quelen* remains a complex of several distinct

species.

The genetic and morphological diversity of the *R. quelen* species complex is analyzed here for populations from four contiguous drainages of the Southern Brazilian Atlantic coastal region (Fig. 1). These include three small isolated drainages (rio Araranguá, rio Mampituba and rio Tramandaí), which are recognized as one ecoregion for freshwater biodiversity called Tramandaí-Mampituba (unit 335 - Abell *et al.*, 2008), and the rio Tubarão, located just north of the rio Araranguá system and belonging to the Southwest Atlantic Rainforest ecoregion (unit 331 - Abell *et al.*, 2008). The Tramandaí-Mampituba ecoregion is recognized by the high endemism of fish species (Malabarba & Isaia, 1992; Reis & Schaefer, 1998). Rio Araranguá and rio Mampituba begin in the Serra Geral highlands and flow directly into the sea. The rio Tramandaí system, composed of two main tributaries (rio Maquiné and rio Três Forquilhas), also begin in Serra Geral but empty into a coastal lagoon complex where the fish fauna is quite distinct from the rivers (Malabarba & Isaia, 1992; Malabarba *et al.*, 2013; Hirschmann *et al.*, 2015).

Given diversity within the *R. quelen* species complex and differences in faunal composition among coastal drainages and within them (upland vs. lowland), we test the hypothesis that resident populations of *R. quelen* include different evolutionary entities separable by geography and habitat.

## Material and methods

A total of 63 specimens of *Rhamdia* were used for genetic analyses. The tissue samples were taken from the fish collection of the Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFGRS), and include specimens from rio Araranguá, rio Mampituba and rio Tramandaí drainages. The analysis further included specimens of *R. aff. quelen* from the Laguna dos Patos System located just south of Tramandaí River system and belonging to the Patos Lagoon ecoregion (unit 334; Abell *et al.*, 2008) for group delimitation and comparison. Tissue samples of species representing closely related genera such as *Rhamdella zelimai* Reis, Malabarba & Lucena, 2014 and *Pimelodella australis* Eigenmann, 1917 were used as outgroups (Table 1).

Meristic and morphometric data were obtained from specimens deposited in the fish collections of the Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (MCP), Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São

Paulo (MZUSP) and Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (UFRGS).

DNA extractions from tissues followed a modified CTAB protocol (Doyle & Doyle, 1987). PCR was used to amplify the mitochondrial genes Cytochrome Oxidase I (COI) (Ivanova *et al.*, 2007) and Cytochrome B (CytB) (Palumbi *et al.*, 1991), the control region of mtDNA (Dloop) (Sivasundaret *et al.*, 2001) and nuclear gene Myosin Heavy Chain 6 (MyH6) (Li *et al.*, 2007). PCRs were carried out in 20 µL reactions containing 10–50 ng DNA, 0.2 µM of each primer, 0.2 mM of each dNTP, 1X Buffer, 1.5 µM MgCl<sub>2</sub> and 1U Platinum Taq DNA polymerase (Invitrogen, São Paulo, SP, Brazil). PCR conditions followed recommendations reported for the respective primers. PCR products were checked by electrophoresis in agarose gel, purified using ExoSap (Exonuclease I and Shrimp Alkaline Phosphatase, GE Healthcare, Piscataway, NJ, USA) and sequenced in both directions by ACTGENE Ltda., Porto Alegre, Brazil.

Sequences were edited in BioEdit 7.1.3.0 (Hall, 1999) and aligned in CLUSTAL W (Thompson *et al.*, 1994). The haplotype diversity, nucleotide diversity and neutrality tests Fu's F (Fu, 1997) and Tajima's D (Tajima, 1989) were calculated on DNASP v.5 (Librado & Rozas, 2009). The haplotype network was constructed using Median-Joining method (Bandelt *et al.*, 1999) in NETWORK 4.1.0.8 ([www.fluxus-engineering.com](http://www.fluxus-engineering.com)). Calculation of F-statistic ( $\Phi_{st}$ ) and analysis of molecular variance (AMOVA) were carried out in ARLEQUIN 3.5 (Excoffier *et al.*, 2005). Phylogenetic relationships were inferred by Bayesian Inference (BI) using a gene tree and carried out in MrBayes 3.2.2 (Ronquist *et al.*, 2012), and a species tree carried out in BEAST 1.7.5 (Drummond & Rambaut, 2007). Partition-Finder program (Lanfear *et al.*, 2012) was used to find the best evolutionary model using Bayesian Information Criterion (BIC). A strict molecular clock was used to estimate the divergence time between lineages, which is used for analysis within species or among closely related species (Li & Drummond, 2012). For comparison, we used evolutionary rates proposed by Hirschmann *et al.* (2015) in a phylogeographic study of the same region, assuming an evolutionary rate 0.001/site/million years for mtDNA markers (Bermingham *et al.*, 1997; Reeves & Bermingham, 2006; Ornelas-Garcia *et al.*, 2008). The evolutionary rate of the nuclear marker was calibrated based on mtDNA rate. The gene trees were based on 10 million MCMC steps and the species tree was based on 100 million MCMC steps. Both trees were sampled every 1000 steps; chain efficiency was observed in TRACER 1.5 (Rambaut *et al.*, 2014) with 10% burn-in. For genetic diversity analyses, populations were separated both by

drainage and within drainage by habitat (i.e., *Rhamdia* from upstream portions on the Serra Geral formation were treated as a different population from those collected in downstream portions on the coastal plain.

Eight counts and 58 measurements (to 0.1 mm) were taken on the left side of 80 specimens of *Rhamdia* using a digital calliper and following Silfvergrip (1996) and Bichuette & Trajano (2005). Principal Component Analysis (PCA) was used to evaluate morphometric variation among individuals using the software PAST 2.17C (Hammer *et al.*, 2001). The values for all characters were transformed to logarithms to equalize variances of allometric relationships (Bookstein *et al.*, 1985). Linear regression graphs of selected measurements were constructed using SIGMAPLOT 10.0 (Brannan *et al.*, 2002).

**Comparative material.** From Brazil. *Rhamdia* aff. *quelen*: MZUSP 14216, 6, state of Rio Grande do Sul, municipality of Maquiné, lagoa dos Quadros, 26 Oct 1978. MZUSP 25066, 1, state of Rio Grande do Sul, municipality of Maquiné, lagoa dos Quadros, 27 Jan 1977. UFRGS 1006, 1, state of Rio Grande do Sul, municipality of Tramandaí, lagoa Tramandaí, 29°57'59"S, 50°08'00"W, 7 Mai 1981. UFRGS 3688, 1, state of Rio Grande do Sul, municipality of Tramandaí, rio Tramandaí, 29°57'04"S, 50°6'52"W, 1 Sep 1984. UFRGS 3690, 1, state of Rio Grande do Sul, municipality of Tramandaí, rio Tramandaí, 29°57'04"S, 50°6'52"W, 1 Sep 1984. UFRGS 3694, 1, state of Rio Grande do Sul, Tramandaí, municipality of Tramandaí, rio Tramandaí, 29°57'04"S, 50°6'52"W, 01 Sep 1984. UFRGS 4108, 2, state of Rio Grande do Sul, municipality of Osório, Caieira lagoon, 29°52'21" S, 50°14'35"W, 20 Mai 1989. UFRGS 4111, 1, state of Rio Grande do Sul, municipality of Cidreira, brook by the roadside, 10 Jun 1989. UFRGS 7003, 1, state of Rio Grande do Sul, municipality of Maquiné, mouth of the Maquiné river, 29°43'04", 50°10'39"W, 10 Mar 2005. UFRGS 7004, 1, state of Rio Grande do Sul, municipality of Maquiné, mouth of the Maquiné river, 29°43'04", 50°10'39"W, 10 Mar 2005. UFRGS 7005, 1, state of Rio Grande do Sul, municipality of Três Forquilhas, Itapeva lagoon, 29°33'19"S, 50°00'40"W, 13 Mar 2005. UFRGS 7006, 1, state of Rio Grande do Sul, municipality of Três Forquilhas, Itapeva lagoon, 29°33'19"S, 50°00'40"W, 13 Mar 2005. UFRGS 7008, 1, state of Rio Grande do Sul, municipality of Três Forquilhas, Itapeva lagoon, 29°33'19"S, 50°00'40"W, 13 Mar 2005. UFRGS 17717, 4, state of Rio Grande do Sul, municipality of Capão da Canoa, lagoa dos Quadros, 29°39'58"S, 50°01'53"W, 03 Apr 2013. UFRGS 18425, 5, state of Rio Grande do Sul, municipality of Camaquã, arroio Sapata, rio Camaquã basin, 31°00'14"S, 52°05'58"W,

16 Jan 2014. UFRGS 19424, 8, state of Rio Grande do Sul, municipality of Tramandaí, lagoa dos Quadros, 29°36'14"S, 49°59'27"W. UFRGS 21360, state of Santa Catarina, municipality of Meleiro, sanga da Figueira, basin of rio Araranguá, 28°55'36"S, 49°33'25"W, 27 Jan 2016. UFRGS 22011, 3, state of Rio Grande do Sul, municipality of Maquiné, mouth of the Maquiné river, 29°42'25"S, 50°10'51"W, 10 Mar 2015. MCP 9964, 1, state of Rio Grande do Sul, municipality of Maquiné, Quadros lagoon, 29°43'27"S, 50°08'57"W, 29 Jun 1984. *Rhamdia laukidi* Bleeker, 1858: MZUSP 81485, 3, state of Amazonas, municipality of Tiquié, igarapé Açaí tributary of rio Tiquié, 0°15'55"N, 69°58'16"W. MZUSP 85074, 3, state of Amazonas, municipality of Tiquié, rio Tiquié, 0°15'35"N, 70°02'42"W. *Rhamdia poeyi* Eigenmann & Eigenmann, 1888: MZUSP 024557, 4, state of Goiás, municipality of São Domingos, ribeirão Bezerra, rio Tocantins, 13°24'00"S, 46°19'00"W, 1974. *Rhamdia itacaiunas* Silfvergrip, 1996: MZUSP 34744, 2, state of Pará, municipality of Marabá, rio Itacaiunas, 05°22'00"S, 49°07'00"W, 14 Oct 1983. *Rhamdia enfürnada* Bichuette & Trajano, 2005: MZUSP 87776, Holotype, 1, state of Bahia, municipality of Coribe, Gruta do Enfurnado, rio São Francisco, 13°38'44"S, 44°12'05"W, 5 Sep 2003. *Rhamdia muelleri* (Günther, 1864): MZUSP 23034, 4, state of Pará, municipality of Belém, igarapé Paracuri, 01°26'60"S, 48°38'00"W, 01 Aug 1965. *Rhamdia jequitinhonha* Silfvergrip, 1996: MNRJ 22514, 1, state of Minas Gerais, municipality of Pedra Azul, 15°54'50"S, 41°23'31"W, 10 Jul 2001. From Peru: *Rhamdia quelen*, NRM 16091, 1, Department of Loreto, between Caño Pastos and Hamburgo, tributary to Río Samiria, 12 Aug 1986.

## Results

A total of 2,468 bp were aligned for mtDNA sequences, 683 bp for COI gene, 832 bp for CytB gene and 951 bp for control region (Dloop). A total of 134 polymorphic sites were found, resulting in 34 haplotypes and haplotype diversity = 0.94. For MyH6 nuclear gene, 799 bp were obtained resulting in seven polymorphic sites, three haplotypes and haplotype diversity = 0.50.

The haplotype network for mtDNA data (Fig. 2) shows three consistent and genetically distinct groups. The Coastal Plain Group is composed of haplotypes present in coastal plain lagoons and in the lower parts of the studied drainages, including the neighbouring Laguna dos Patos System. The Maquiné-Mampituba Group is composed of haplotypes found in the upper portions of the rio Maquiné, rio Três Forquilhas, rio Mampituba

and rio Araranguá drainages, located in the valleys of the Serra Geral formation. The Tubarão Group is composed of haplotypes found exclusively in the headwaters of rio Tubarão. The haplotype network generated with the nDNA data show similar results by recovering the same three groups (Fig. 2).

Tajima's *D* and Fu's *F<sub>s</sub>* neutrality test were not statistically significant for most populations. However, Fu's *F<sub>s</sub>* was negative and significant for the populations of Tramandaí system lagoons (-3.099) and lower rio Araranguá (-1.937) indicating a recent demographic expansion. The mismatch distribution analyses revealed unimodal curves for populations from Coastal Plain Group and Tubarão Group, indicating a demographic expansion (Fig. 3). The multimodal curve for Maquiné-Mampituba Group indicates a possible demographic balance.

The AMOVA test corroborates the haplotype network (Table 2) and shows a high genetic differentiation among the three groups (*F<sub>st</sub>* 0.98). It also shows significant genetic structure among populations of Maquiné-Mampituba Group (*F<sub>st</sub>* 0.39) and among populations of Coastal Plain Group (*F<sub>st</sub>* 0.33). The *F<sub>st</sub>* values among groups were high (Table 3) and support recognition of the three major groups as different species, as well as genetic structure within Maquiné-Mampituba Group populations and within Coastal Plain Group populations.

Bayesian Inference analysis yielded similar results. The genes trees (mitochondrial set and nuclear gene) support the same topology and are consistent with the haplotypes groups found in the network. The clades recovered in the mitochondrial gene three are monophyletic and well supported by high values of posterior probability (*PP* = 1) (Fig. 4).

The species tree also supports the same topology from previous analyses, defining the Coastal Plain Group as sister to the Maquiné-Mampituba + Tubarão groups. The tree is supported by high values of posterior probability (*PP* = 1). Strict molecular clock analysis estimated that the three *Rhamdia* groups diverged from *Rhamdella zelimai* ~11 Ma. The Coastal Plain Group diverged from other two groups in the Pleistocene period ~1.8 Ma. The Maquiné-Mampituba and Tubarão groups diverged in the Miocene period about ~240 Ka (Fig. 5).

Data from measurements and counts are in Table 4. The morphometric analysis corroborates the recognition of the three groups identified by molecular approaches. The only count that separates these groups is the number of branched dorsal-fin rays (seven in Coastal Plain Group vs. six in the two other groups). The most significant measurements for the diagnosis of these three groups are illustrated in linear regression graphs (Fig. 6) and include: maxillary-barbel length, distance between dorsal and adipose fins, pelvic-fin length, head

height, orbit size and head width at eye level.

Principal components analysis (PCA) differentiate the three groups of *Rhamdia* (Fig. 7). PC1 accounted for 84.42% of the total variance, PC2 accounted for 7.72%, and PC3 accounted for 1.68%. Since PC1 largely reflects size variation, the plot of PC2 vs. PC3 is presented. Variables loading heavily on PC2 include: dorsal fin to adipose fin distance (0.78), maxillary barbel length (-0.32), pelvic-fin length (-0.22), and head width at eye level (0.12). Variables loading heavily on PC3 are: dorsal fin to adipose fin distance (0.45), maxillary barbel length (0.41), mental barbel length (0.31), orbital diameter external (0.25), and head width at eye level (-0.21).

The results provide enough evidence to recognize the three groups as separate species. The Coastal Plain Group will be treated provisionally as *R. aff. quelen* because it occurs outside of the focal region (e.g., Laguna dos Patos System) and likely represents a widely-distributed taxon. The Maquiné-Mampituba Group and the Tubarão Group are described as new species herein.

***Rhamdia gabrielae* sp. nov.**

(Fig. 8; Table 4)

*Rhamdia* sp. Malabarba *et al.*, 2013:74 [diagnosis; photo; distribution records in the rio Tramandaí drainage].

**Holotype.** UFRGS 22010, 194 mm SL, Brazil, state of Rio Grande do Sul, municipality of Maquiné, arroio Pinheiro, tributary of rio Maquiné, 29°39'43"S, 50°15'55"W; F. G. Becker, 19 Jun 1999.

**Paratypes (total = 65).** All from Brazil:UFRGS 18033, 10 (1 c&s), 139.63–194.16 mm SL, state of Rio Grande do Sul, municipality of Maquiné, rio Maquiné, 29°38'52"S, 50°13'03"W; J. M. Santos, 30 Mai 13. UFRGS 19094, 8, 118.88–139.74 mm SL, state of Rio Grande do Sul, municipality of Maquiné, rio Maquiné, 29°35'16"S, 50°16'13"W; L. R. Malabarba, C. Hartmann, R. C. Angrizani, 7 Jul 2013. MCP 27312, 1 (c&s), 136 mm SL, state of Rio Grande do Sul, municipality of Maquiné Lajeado, arroio Lajeado tributary of rio Maquiné, 29°34'16"S, 50°16'51"W; F. Becker, F. Vilella, 23 Mar 2001. MCP 28113, 1 (c&s), 125 mm SL, state of Rio Grande do Sul, municipality of Maquiné, arroio Forqueta tributary of rio Três



Forquilhas, 29°31'59"S, 50°14'00"W; F. Vilella, J. Anza, 13 Mar 2001. UFRGS 18008, 3, 141.53–145.67 mm SL, state of Rio Grande do Sul, municipality of Três Forquilhas, rio Três Forquilhas, 29°32'56"S, 50°04'13"W; J. Santos, 31 Mai 2013. UFRGS 18010, 14, 121.46–193.37 mm SL, state of Rio Grande do Sul, municipality of Três Forquilhas, rio Três Forquilhas, 29°32'56"S, 50°04'13"W; J. Santos, 31 Mai 2013. MZUSP 36464, 5, 108.5–220.04 mm SL, state of Santa Catarina, municipality of Morrinhos do Sul, rio Faxinalzinho tributary to rio Mampituba, E. Pereira, R. Reis, J. Pezzi, 20 Jul 1999. UFRGS 19902, 8, 102.22–137.05 mm SL, state of Santa Catarina, municipality of Mãe dos Homens, rio Mãe dos Homens, tributary to rio Mampituba, 29°13'02"S, 49°59'58"W, data. UFRGS 6194, 1, 260.50 mm SL, state of Santa Catarina, municipality of Treviso, rio Mãe Luiza tributary to rio Araranguá, 49°28'18"S, 28°27'58"W; C. Ricken, R. Vicente, 21 Oct 2002. UFRGS 19903, 14, 61.13–270.63 mm SL, state of Santa Catarina, municipality of Jordão, rio Jordão, tributary of Araranguá, 28°35'11"S, 49°31'24"W, R.C. Angrizani, L.R. Malabarba, M.C. Malabarba, 21 Feb 2015.

**Diagnosis.** *Rhamdia gabrielae* is diagnosed from sympatric populations of *R. aff. quelen* by the number of branched dorsal-fin rays (6 vs. 7–8); last ray of dorsal fin not reaching origin of adipose fin (vs. last ray reaching origin of adipose fin); posterior tip of anal fin not reaching vertical through posterior insertion of adipose fin base (vs. anal fin surpassing posterior insertion of adipose fin). *Rhamdia gabrielae* is diagnosed from the neotype of *R. quelensis* Silfvergrip by shorter maxillary-barbel (46.6–69.9% SL vs. 97% SL); longer caudal-peduncle (17.1–21.4% SL vs. 14.62% SL); shorter pelvic-fin (10.6–14.6% SL vs. 15.62% SL); shallower dorsal-fin (11.2–16% SL vs. 18.41% SL), shorter dorsal-spine (5–10.6% SL vs. 15.42% SL) and shorter pectoral-fin spine (8.1–10.9% SL vs. 15.42% SL). *Rhamdia gabrielae* is diagnosed from *R. eurycephala* by head width across orbital line (63.00–73.85% HL vs. 75.18–89.58% HL). *Rhamdia gabrielae* is diagnosed from *R. laticauda*, *R. foinea*, *R. poeyi* and *R. itacaiunas* by the upper lobe of caudal fin smaller than lower lobe (vs. lower lobe longer than the upper lobe); from *R. humilis* and *R. nicaraguensis* by having serrations on both sides of pectoral-fin spine (vs. only anterior serrations in *R. humilis* and only posterior serrations in *R. nicaraguensis*); from *R. xetequepeque* and *R. muelleri* by smaller orbit (15–19% HL vs. 30.5–36.9 in *R. xetequepeque*, 21.7–37.8% in *R. muelleri*); from *R. xetequepeque* and *R. laukidi* by having 40–41 post-Weberian vertebrae (vs. 31–34 in *R. xetequepeque*, typically 43–46 in *R. laukidi*); from *R. jequitinhonha* by the head sensory pores simple (vs. head sensory

pores multiple); from *R. muelleri* by shorter maxillary barbel (46.6–69.9% SL vs. 73.9–12.9% SL in *R. muelleri*); from *R. cinerascens*, *R. guatemalensis*, *R. saijaensis*, and *R. voulezi* by shorter dorsal-fin base (11.4–13.1% SL vs. more than 14.3%); from *R. voulezi* by the last ray of dorsal fin not reaching anterior insertion of adipose fin (vs. last ray reaching origin of adipose fin); and from *R. reddelli*, *R. enfurnada*, *R. zongolicensis*, *R. macuspanensis* and *R. laluchensis* by the lack of morphological adaptations to troglobitic life.

**Description.** Measurements in Table 1. Body elongated; cross section of trunk roughly circular at dorsal-fin origin and along dorsal-fin base, gradually compressed posteriorly to caudal peduncle. Anterodorsal profile of body convex from supraoccipital to dorsal-fin base. Dorsal-fin base nearly straight, posteroventrally slanted, and gently convex from dorsal fin to base of caudal fin. Ventral body profile nearly straight from mouth to caudal-fin base. Body widest at pectoral girdle and deepest at dorsal-fin origin. Caudal peduncle longer than deep. Number of post-Weberian vertebrae 40(2) or 41(1).

Head depressed and flat dorsally. Dorsal head profile straight and rising slightly from snout tip to supraoccipital in lateral view. Head shape somewhat triangular in dorsal view. Snout rounded anteriorly in dorsal view, longer than deep. Transverse distance between posterior nares slightly smaller than that between anterior nares. Mouth wide, subterminal, transverse gape larger than interorbital distance; snout projecting slightly beyond lower jaw. Large, fleshy rictal fold at corners of mouth. Both upper and lower lips with several longitudinal plicae.

Barbels flattened in cross section, wide at their base and tapering towards distal tip. Maxillary barbel longest; length variable, maximally exceeding origin of adipose fin; inserted above upper lip and posterolateral to anterior nares. Two pairs of mental barbels with bases aligned. Outer mental barbels surpassing origin of pectoral fin. Inner mental barbels shorter than outer mental barbels, maximally reaching origin of pectoral fin. Gular fold distinct and V-shaped. Branchiostegal rays 5(3).

Gill rakers thick and moderately long, with 8(1), 9(1) and 10 (1) rakers on first ceratobranchial, and 2(3), on first epibranchial. Eye large, slightly elliptical (longitudinally elongated); rim circumscribed by deep, continuous invagination that is distinctly more pronounced along lateral border. Eye positioned dorsolaterally, approximately at midpoint between tip of snout and corner of opercular membrane; interorbital space wide. Pupil rounded. Sensory channels of head simple.

Dorsal fin with two unbranched rays and six branched rays, distal margin convex and base length less than or equal to fin height. First unbranched dorsal-fin ray small and not externally visible, second unbranched ray stiffened proximally, segmented distally. Dorsal-fin origin anterior to midlength between pectoral and pelvic-fin origins; insertion of last branched ray just before or at pectoral-fin origin. Tip of last branched dorsal-fin ray not reaching anterior insertion of adipose fin. Adipose fin long; with ascendant curve in lateral profile and posterior lobe conspicuously free from body. Adipose-fin origin at vertical through middle of depressed pelvic fin and posterior insertion at final third of caudal peduncle.

Pectoral fin within one unbranched and five branched rays; when adpressed, reaching approximately origin of third branched dorsal-fin ray. Unbranched ray of pectoral fin stiffened, straight and with strong serrations along distal anterior side and delicate serrations along proximal posterior side. Pelvic fin rounded, approximately same size of pectoral fin, having one unbranched ray and five branched rays, distal tipsurpassing genital papilla, never reaching anal-fin origin. Pelvic-fin origin nearly at middle of standard length, after insertion of last dorsal-fin ray. Anal fin rounded, with three unbranched rays anteriorly, followed by eight, nine or ten branched rays; when adpressed, never exceeds posterior insertion of adipose-fin. Length of anal-fin base equal to that of dorsal fin. Caudal fin deeply forked, lobes rounded; dorsal lobe smaller in depth and length; seven branched rays in dorsal lobe and nine branched rays in ventral lobe

**Colour of preserved specimens.** Body grayish, with or without irregular small brown spots. Head and fins grey without spots. Ventral portion of head and body white. Dorsal fin with dark band across middle length of rays. Maxillary barbels same colour as body.

**Distribution and Habitat.** Restricted to the upstream portions of hydrographic systems of rio Maquiné, rio Três Forquilhas, rio Mampituba and rio Araranguá, Brazil. Found in rapid waters over rocky bottoms.

**Etymology.** In honour of Gabriele Volkmer, the wife of the first author of this paper.

***Rhamdia eurycephala*** sp. nov.

(Fig. 9; Table 4)

**Holotype.** UFRGS 19908, 246.6 mm SL, Brazil, state of Santa Catarina, municipality of Anitápolis, rio do Povoamento, hydrographic basin of rio Tubarão, 27°51'36"S, 49°07'50"W; R. C. Angrizani, L. R. Malabarba, M. C. Malabarba, 21 Feb 2015.

**Paratypes (Total = 58).** All from Brazil, Santa Catarina State: MCP 17617, 23 (2 c&s), municipality of Anitápolis, creek tributary to rio Pinheiro, rio Tubarão, 27°53'59"S, 49°06'59"W; W. Koch, 15 Jan 1995. UFRGS 19908, 16 (1 c&s), collected with holotype, municipality of Anitápolis, rio do Povoamento, hydrographic basin of rio Tubarão, 27°51'36"S 49°07'50"W, R.C. Angrizani, L.R. Malabarba, M.C. Malabarba, 21 Feb 2015. MZUSP 121730, 3, municipality of Anitápolis, rio do Povoamento, hydrographic basin of rio Tubarão, 27°51'50"S 49°07'54"W, R.C. Angrizani, L.R. Malabarba, M.C. Malabarba, 21 Feb 2015. UFRGS 19906, 16, municipality of Anitápolis, rio do Povoamento, hydrographic basin of rio Tubarão, 27°51'50"S 49°07'54"W, R.C. Angrizani, L.R. Malabarba, M.C. Malabarba, 21 Feb 2015.

**Diagnose.** *Rhamdia eurycephala* differs from all congeneric species by having the head width at eye level greater than the body width at pectoral-girdle.

**Description.** Measurements in Table 1. Body elongated; cross section of trunk roughly circular at dorsal-fin origin and along dorsal-fin base, gradually compressed posteriorly to caudal peduncle. Anterodorsal profile of body convex from supraoccipital to dorsal-fin base. Dorsal-fin base nearly straight, posteroventrally slanted, and scarcely convex from dorsal-fin to base of caudal fin. Ventral body profile nearly straight from mouth to caudal-fin base. Body widest at pectoral-girdle and deepest at dorsal-fin origin. Caudal peduncle longer than deep. Number of post-Weberian vertebrae 39(1) or 40(2).

Head depressed and flat dorsally; wider than pectoral girdle at eye level. Dorsal head profile straight and rising from snout tip to supraoccipital in lateral view. Snout broadly rounded in dorsal view, longer than deep. Head shape polygonal in dorsal view; cheek convex, especially in large specimens due to enlargement of adductor mandibulae muscle. Dorsal limit of adductor mandibulae muscle marked by deep longitudinal facial ridge extending from base of maxillary barbel to level of anterior border of eye. Transverse distance between posterior nares slightly smaller than that between anterior nares. Mouth wide, subterminal, larger than interorbital distance; snout projecting slightly beyond lower jaw.

Gape transverse, with large, fleshy rictal fold at corners. Both upper and lower lips with several longitudinal plicae.

Barbels flattened, wide at their base and tapering towards distal tip. Maxillary barbel longest; length variable, maximally exceeding first rays of dorsal fin; inserted above upper lip and posterolateral to anterior nares. Two pairs of mental barbels with bases aligned. Outer mental barbels barely reaching origin of pectoral fin in smaller specimens, never reaching pectoral fin in larger specimens. Inner mental barbels shorter than outer mental barbels. Tip of adpressed inner mental barbel extending beyond posterior margin of branchiostegal membrane. Gular fold distinct and *V*-shaped. Branchiostegal rays 5(3). Gill rakers thick and moderately long, with 9(2), 8(1) rakers on first ceratobranchial, and 2(3), on first epibranchial. Eye large, slightly elliptical (longitudinally elongated); rim circumscribed by deep, continuous invagination that is distinctly more pronounced along lateral border. Eye positioned dorsally, approximately at midpoint between tip of snout and corner of opercular membrane; interorbital space wide. Pupil rounded. Sensory channels of the head simple.

Dorsal fin within two unbranched rays and six branched rays, distal margin convex and base length less than or equal to fin height. First unbranched dorsal-fin ray small and not externally visible, second unbranched ray stiffened proximally, segmented distally. Dorsal-fin origin anterior to midlength between pectoral and pelvic-fin origins; insertion of last branched ray just before or at pectoral-fin origin. Tip of last branched dorsal-fin ray not reaching anterior insertion of adipose fin. Adipose fin long; with ascendant curve in lateral profile and conspicuous posterior free lobe. Adipose-fin origin at vertical through middle of depressed pelvic fin and posterior insertion at final third of caudal peduncle.

Pectoral fin small with one unbranched and five branched rays; when adpressed, reaching approximately origin of third branched dorsal-fin ray. Unbranched ray of pectoral-fin stiffened, straight and with strong serrations along distal anterior side and basal posterior side. Pelvic fin rounded, small (9.8–12.5% SL) and approximately same size as pectoral fin, having one unbranched ray and five branched rays, distal tips surpassing genital papilla, never reaching anal-fin origin. Pelvic-fin origin nearly at middle of standard length, after insertion of last dorsal-fin ray. Anal fin rounded, with three unbranched rays and seven, eight or nine branched rays; when adpressed, never exceeds posterior insertion of adipose fin. Length of anal-fin base equal to that of dorsal fin. Caudal fin deeply forked, lobes rounded; dorsal lobe slightly smaller in depth and length; seven branched rays in dorsal lobe and nine branched rays in ventral lobe.

**Colour of preserved specimens.** Body grayish with or without irregular small brown spots. Head and fins grey without spots. Ventral portion of body and head white. Dorsal fin with dark band across middle length of rays. Maxillary barbels same colour as body.

**Distribution.** Known from upstream portion of two tributaries to the Tubarão River Basin, in the state of Santa Catarina, Brazil.

**Etymology.** The name comes from the Greek *eury* meaning broad, wide, and *kephale* meaning head. A noun in apposition.

## Discussion

Our study supports the recognition of three distinct species of *Rhamdia* in the Southern Atlantic Coast of Brazil. All three species fit within the diagnosis of *R. quelen* sensu Silfvergrip (1996) and specimens of two of them (*R. gabriellae*, MZUSP 36464, and *R. aff. quelen*, MCP 9964) are among his list of examined specimens for that species. Two species are recognized herein as new and diagnosed with consistent patterns of morphological divergence and geographical distribution supported by genetic differences among them and from the populations of *Rhamdia* from the Coastal Plain. The third species seems to have a larger distribution, occurring in the lower portion of most drainages of the study area. Consistent with literature reports (e.g. Malabarba *et al.*, 2013; Bertaco *et al.*, 2016), it is provisionally named *Rhamdia* aff. *quelen* and expected to occur in similar habitats of other drainages. *Rhamdia* aff. *quelen* differs from the neotype of *R. quelen* proposed by Silfvergrip (1996), but its formal description requires the examination of material from a larger geographic area.

The genetic and morphological distinctiveness of three species of *Rhamdia* in a small geographic area supports the hypothesis that *R. quelen* sensu Silfvergrip is a complex of species, corroborating other studies (Perdices *et al.*, 2002; Hernandez *et al.*, 2015; Garavello & Shibatta, 2016). Perdices *et al.* (2002), using mtDNA data, concluded that the geographic distribution of *R. quelen* is restricted to South America and does not reach Central America. Those authors thereby proposed to revalidate two Central American species, *R. guatemalensis*

and *R. cinerascens*, from the synonymy of *R. quelen*. Hernandez *et al.* (2015) investigated the complex of *R. quelen* in the trans-Andean region of Ecuador using morphological and mtDNA data. Their results recovered three species which had been synonymized by Silfvergrip (1996), *R. guatemalensis*, *R. cinerascens* and *R. saijaensis* and indicated that the geographic distribution of *R. quelen* is restricted to cis-Andean South America. In cis-Andean South America, Garavello & Shibatta (2016) used morphological and cytogenetic data on populations from the Iguaçu River to raise *R. voulezi* and *R. branneri* from the synonymy of *R. quelen*. All of those studies refute the wide geographic distribution of *R. quelen*. Many species in the long synonymy of *R. quelen* proposed by Silfvergrip (1996) should be re-evaluated.

Among Atlantic coast river drainages in southeastern Brazil, differences in species composition between lower and upper courses were described previously for the Tramandaí River system. Within this drainage, species found in the main rivers of the Serra Geral formation differ from those in coastal plain lagoons (Malabarba & Isaia, 1992; Malabarba *et al.*, 2013). *Rhamdiagabrielae* is found in the upper portions of an area recognized for its endemism of neotropical fishes (ecoregion Tramandaí-Mampituba; Abell *et al.*, 2008; Hirschman *et al.*, 2014; Thomaz *et al.*, 2015). *Rhamdiaeurycephala* is found exclusively in an upper tributary of the Tubarão River. In contrast, *Rhamdia* aff. *quelen* occurs widely in lakes and lower stretches of those rivers.

Villa (1977) recognized two distinct morphological groups within Central American *Rhamdia*: the highland group with narrow and shallow body, short maxillary barbels and short adipose fin (characteristics associated with rapid rivers); and the lowland group with wider and deeper body, long maxillary barbels and long adipose fin. The pattern described by Villa (1977) in Central America is similar to the one found herein. The two new species occur in highland areas with rapids and rocky bottoms and have a shallow body and shorter adipose fin and maxillary barbels. The third species is found in lowland portions of coastal basins in deep and calm waters, often in lagoons, and has a deeper body, long adipose fin and long maxillary barbels. This suggests that such adaptive morphological patterns are common to the genus. The deep divergence between the Brazilian upland and lowland lineages may reflect an early ecological divergence in the radiation of *Rhamdia*.

#### *Phylogeographic approach*



At least two events of lineage diversification for genus *Rhamdia* are inferred among southern CDSEB populations. *Rhamdia* aff. *quelen* diverged from *R.gabrielae* + *R.eurycephala* about 1.8 Ma. *Rhamdiagabrielae* and *R.eurycephala* diverged from each other about 240 Ka. Both splits occurred during the Pliocene, a period characterized by significant climatic changes due to successive glaciations. Sea levels fluctuated considerably during this period, influencing the configuration of rivers along the Brazilian coastal plain. The rivers were more connected during the glaciations stages and more isolated during interglacial stages (Weitzman *et al.*, 1988; Dias *et al.*, 2014).

Weitzman *et al.* (1988) proposed that the high endemism and diversification of fishes on the Brazilian coastal plain are related to successive marine cycles during the Quaternary. Recent studies show the importance of these events for the genetic diversity of neotropical fishes (Beheregaray *et al.*, 2002; Torres & Ribeiro, 2009; Pereira *et al.*, 2013; Thomaz *et al.*, 2015). Thomaz *et al.*, 2015 suggested that the configuration of divides between paleodrainages drive the genetic diversification of fishes on the Brazilian coastal plain. Indeed, our results show that Quaternary eustatic movements are important for speciation and endemism on the coastal plain. However, *R.gabrielae* and *R.eurycephala* may have occupied a single paleodrainage according to the last glacial maximum model proposed by Thomaz *et al.* (2015). Therefore, additional phenomena may be related to speciation within *Rhamdia*.

The reconstruction of past sea levels (Fig. 10) suggests that these drainages have been isolated only for a short period of time, whereas during most of the time these drainages had connections, as demonstrated by Thomaz *et al.* (2015). The first divergence (about 1.8 Ma) would be related to the colonization of new environments, since the species would occupy different habitats within the same hydrographic basin. The second divergence (about 240 Ka) probably was triggered by an interglacial period, causing coastal drainages isolation and prompting speciation of upland lineages (*R.gabrielae* and *R.eurycephala*) between isolated drainages.

The rivers of southern CDSEB have been isolated for at least 26–19 Ka, the age of the last glacial maximum (Thomaz *et al.*, 2015). Likewise *R. gabrielae*, two other fish species (*Bryconamericus lethostigmus* and *Diapoma itaimbe*) are endemic to the Tramandai-Mapituba ecoregion, and syntopic, inhabiting the upper portions of the same river drainages. The three species, however, show different patterns of population structure. Populations of *R.gabrielae* show little genetic differentiation ( $F_{st} = 0.34$ ), while *Diapomaitaimbe* exhibits high genetic structure ( $F_{st} = 0.89$ ; Hirschmann *et al.*, 2015) and *Bryconamericus lethostigmus* show no

genetic structure (Hischmann et al., 2017) among the same rivers. Hischmann et al. (2017) postulated that such phylogeographic differences could be explained by three different scenarios, or a combination of them: (1) Different mtDNA evolutionary rates between the species; (2) Different colonization times in these drainages; and (3) Gene flow among populations through paleodrainages hampering population structure. Taking into account that *D. itaimbe* is present in the region for about 2 Ma and *B. lethostigmus* for about 0.34 Ma (Hischmann et al., 2016) and that the ancestor of *R. gabriellae* lineage may have arrived in this ecoregion around 1.8 Ma, the different colonization times may explain the lowest genetic differentiation of *Bryconamericus lethostigmus* only (Hischmann et al., 2016). Considering the lower genetic differentiation of *R. gabriellae* populations compared to *D. itaimbe*, but the similar time of colonization of these river drainages (2 Ma and 1.8 Ma, respectively), it can be assumed that *R. gabriellae* had a more intense gene flow among populations over time through paleodrainages during the marine regressions than *D. itaimbe*.

Successive cycles of sea level can connect or isolate populations, promoting remarkable effects on population dynamics. Potentially, during marine transgressions, population size can be reduced, while during marine regression, the population size can be increased. According to our results of Neutrality and Mismatch distribution tests, two different patterns of demographic histories were found among species of *Rhamdia* in Tramandaí-Mampituba ecoregion. For *R. gabriellae*, our data indicate a demographic history of balanced populations, suggesting that this species has occupied a stable environment which was not affected by marine cycles. In contrast, populations of *R. aff. quelen* are expanding, suggesting that this species has occupied an unstable environment with successive marine cycles. A similar pattern was reported for the Brazilian coastal plain in Paraná state, wherein seven lowland species show strong signs of population growth related to marine cycles and four highland species presented stable populations (Tschá *et al.*, 2016).

## Acknowledgements

We thank Carlos Lucena (MCP), Aléssio Datovo (MZUSP), Paulo Buckup (MNRJ) Sven Kullander (NRM) for loan of specimens. We thank Tiago Carvalho (UFRGS), Mário Josias (UNISINOS), Vinícios Bertaco (FEPAM) and Alice Hischmann (UFRGS) for their review and important contributions. We thank CNPq and CAPES for financial support.

## References

- Abell, R, Thieme, M.L, Revenga, C, Bryer, M, Kottelat, M, Bogutskaya N, Coad, B, Mandrak, N, Balderas, S.C, Bussing, W, Stiassny, M.L.J, Skelton, P, Allen, G.R, Unmack, P, Naseka, A, Ng, R, Sindorf, N, Robertson, J, Armijo, E, Higgins, J.V, Heibel, T.J, Wikramanayake, E, Olson, D, López, H.L, Reis, R.E, Lundberg, J.G, Pérez, M.H.S, Petry, P. (2008). Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58, 403–414.
- Bandelt, H.J, Forster, P, Röhl, A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16, 37–48.
- Beheregaray, L.B, Sunnucks, P, Briscoe, D.A. (2002). A rapid fish radiation associated with the last sea-level changes in southern Brazil: the silverside *Odontesthesperugiae* complex. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1486), 65–73.
- Bermingham, E, McCafferty, S.S, Martin, A.P. (1997). Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamanian Isthmus. In: Kocher, T.D, Stepien, C.A, eds. *Molecular Systematics of Fishes*. San Diego, Academic Press, pp. 113–128.
- Bertaco, V.A, Ferrer, J, Carvalho, F.R, Malabarba, L.R. (2016). Inventory of the freshwater fishes from a densely collected area in South America - a case study of the current knowledge of Neotropical fish diversity. *Zootaxa*, 4138(3), 401–440.
- Bichuette, M.E, Trajano, E. (2005). A new cave species of *Rhamdia* (Siluriformes: Heptapteridae) from Serra do Ramalho, northeastern Brazil, with notes on ecology and behavior. *Neotropica Ichthyology*, 3(4), 587–595.
- Bizerril, C.R.S.F. 1994. Análise taxonômica e biogeográfica da ictiofauna de água doce do leste brasileiro. *Acta Biologica Leopoldensia*, 16, 51–80.
- Brannan, T, Althoff, B, Cabasa, F, Dixon, F, Jacobs, L.J, Nekorystnova, I, & Rubenstein, S. (2002). SigmaPlot. Exact graphics for exact science. *SPPS. INC*.
- Buckup, P.A. (2011). The eastern Brazilian Shield. In: Albert JS, & Reis RE, eds. *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. Berkeley, University of California Press, pp. 203–210.
- Bussing, W.A. (1998). *Freshwater fishes of Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica, vol 4.
- Dias, M.S, Oberdorff, T, Hugueny, B, Leprieur, F, Jezequel, C, Cornu, J.F, Brosse, S,

- Grenouillet, G. & Tedesco, P.A. (2014). Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters*, 17, 1130–1140.
- Drummond, A.J, Rambaut, A. (2007). BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC evolutionary biology*, 7(1), 214.
- Excoffier, L, Laval, G. & Schneider, S. (2005). Arlequin 3.01: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1, 47–50.
- Fu, Y.X. (1997). Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 147(2), 915–925.
- Galvis, G, Mojica, J.I, Camargo, M. (1997). *Peces del Catatumbo*. Santafé de Bogotá, Asociación Cravo Norte, pp. 188.
- Garavello, J.C, Shibatta, O.A. (2016). Reappraisal of *Rhamdiabranneri* Haseman, 1911 and *R. voulezi* Haseman, 1911 (Siluriformes: Heptapteridae) from the rio Iguaçu with notes on their morphometry and karyotype. *Neotropical Ichthyology*, 14(1).
- Greenfield, D.W, Thomerson, J.E. (1997). *Fishes of the continental waters of Belize*. Florida, University Press of Florida.
- Hall, T.A. (1999). BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95–98.
- Hammer, Ø, Harper, D.A.T, Ryan, P.D. (2009). *PAST-Palaeontological Statistics, ver. 1.89*. Oslo, University of Oslo, pp. 1–31.
- Hernández, C.L, Ortega-Lara, A, Sánchez-Garcés, G.C, & Alford, M.H. (2015). Genetic and morphometric evidence for the recognition of several recently synonymized species of trans-Andean Rhamdia (Pisces: Siluriformes: Heptapteridae). *Copeia*, 103(3), 563–579.
- Hirschmann, A, Malabarba, L.R, Thomaz, A.T. & Fagundes, N.J.R. (2015). Riverine habitat specificity constrains dispersion in a Neotropical fish (Characidae) along Southern Brazilian drainages. *Zoologica Scripta*, 44(4), 374–382.
- Hirschmann, A, Fagundes, N.J, & Malabarba, L.R. (2017). Ontogenetic changes in mouth morphology triggers conflicting hypotheses of relationships in characid fishes (Ostariophysi: Characiformes). *Neotropical Ichthyology*, 15(1), e160073.
- Ivanova, N.V, Zemlak, T.S, Hanner, R.H, Hebert, P.D. (2007). Universal primer cocktails for fish DNA barcoding. *Molecular Ecology Notes*, 7(4), 544–548.
- Lanfear, R, Calcott, B, Ho, S.Y.W. & Guindon, S. (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses.

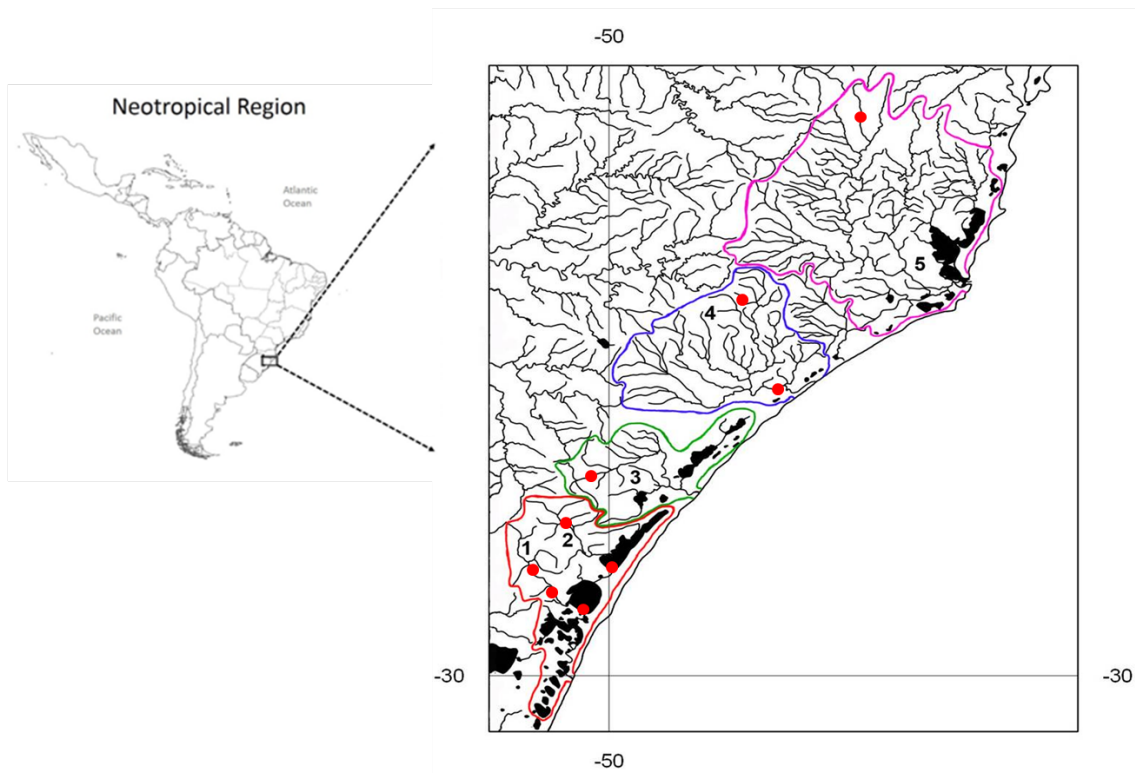
- Molecular Biology and Evolution*, 29, 1695–1701.
- Li, C, Ortí, G, Zhang, G & Lu, G. (2007). A practical approach to phylogenomics: the phylogeny of ray-finned fish (Actinopterygii) as a case study. *BMC Evolutionary Biology*, 7(1), 1.
- Li, W.L.S. & Drummond, A.J. (2012). Model averaging and Bayes factor calculation of relaxed molecular clocks in Bayesian phylogenetics. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 751–761.
- Librado, P, Rozas, J. (2009). DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25, 1451–1452.
- Lopez, H.L, Morgan, C.C. & Montenegro, M.J. (2002). Ichthyological ecoregions of Argentina. *ProBiota*, 1, 1–68.
- Ornelas-García, C.P, Domínguez-Domínguez, O. & Doadrio, I. (2008). Evolutionary history of the fish genus *Astyanax* Baird & Girard (1854) (Actinopterygii, Characidae) in Mesoamerica reveals multiple morphological homoplasies. *BMC Evolutionary Biology*, 8, 340–357.
- Malabarba, L.R. & Isaia, E.A. (1992). The fresh water fish fauna of the rio Tramandaí drainage, Rio Grande do Sul, Brazil, with a discussion of its historical origin. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia, PUCRS, Série Zoologia* 5, 197–223.
- Malabarba, L.R, Neto, P.C, Bertaco, V.D.A, Carvalho, T.P, dos Santos, J.F. & Artioli, L.G.S. (2013). *Guia de identificação dos peixes da bacia do rio Tramandaí*. Porto Alegre, Via Sapiens.
- Miller, K.G, Mountain, G.S, Wright, J.D. & Browning, J.V. (2011). A 180-million record of sea level and ice volume variations from continental margin and deep-sea isotopic records. *Oceanography*, 24, 40.
- Myers, N, Mittermeier, R.A, Mittermeier, C.G, Fonseca, G.A.B, Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Palumbi, S, Martin, A, Romano, S, McMillan, W.O., Stice, L. & Grabowski, G. (1991). *The simple fool's guide to PCR*. Honolulu, University of Hawaii.
- Perdices, A, Bermingham, E, Montilla, A. & Doadrio, I. 2002. Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25(1), 172–189.
- Pereira, T.L, Santos, U, Schaefer, C.E, Souza, G.O, Paiva, S.R, Malabarba, L.R, Schmidt, E.E. & Dergam, J.A. (2013). Dispersal and vicariance of *Hoplias malabaricus* (Bloch,

- 1794) (Teleostei, Erythrinidae) populations of the Brazilian continental margin. *Journal of Biogeography*, 40, 905–914.
- Reeves, R.G.U.Y. & Bermingham, E. (2006). Colonization, population expansion, and lineage turnover: phylogeography of Mesoamerican characiformfish. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88, 235–255.
- Reis, R.E. & Schaefer, S.A. (1998). New cascudinhos from southern Brazil: systematics, endemism, and relationships (Siluriformes, Loricariidae, Hypoptopomatinae). *American Museum Novitates*, 3254, 1–25.
- Ribeiro, A.C. (2006). Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology*, 4(2), 225–246.
- Romero, A. & Paulson, K.M. (2001). It's a wonderful hypogean life: a guide to the troglomorphic fishes of the world. In: *The biology of hypogean fishes*. Springer Netherlands, 13–41.
- Silfvergrip, A.M.C. (1996). *A systematic review of the Neotropical catfish genus Rhamdia* (Teleostei, Pimelodidae). Stockholm, Swedish Museum of Natural History.
- Sivasundar, A, Bermingham, E. & Orti, G. (2001). Population structure and biogeography of migratory freshwater fishes (*Prochilodus*: Characiformes) in major South American rivers. *Molecular Ecology*, 10(2), 407–417.
- Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123(3), 585–595.
- Thomaz, A.T, Malabarba, L.R., Bonatto, S.L. & Knowles, L.L. (2015). Testing the effect of palaeodrainages versus habitat stability on genetic divergence in riverine systems: study of a Neotropical fish of the Brazilian coastal Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 42(12): 2389–2401.
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ. (1994). CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 2, 4673–4680.
- Tomazelli, L.J, Dillenburg, S.R, Villwock, J.A. (2000). Late Quaternary geological history of Rio Grande do Sul coastal plain, southern Brazil. *Revista Brasileira de Geociências*, 30, 474–476.
- Torres, R.A, Ribeiro, J. (2009). The remarkable species complex *Mimagoniates microlepis* (Characiformes: Glandulocaudinae) from the Southern Atlantic Rain forest (Brazil) as

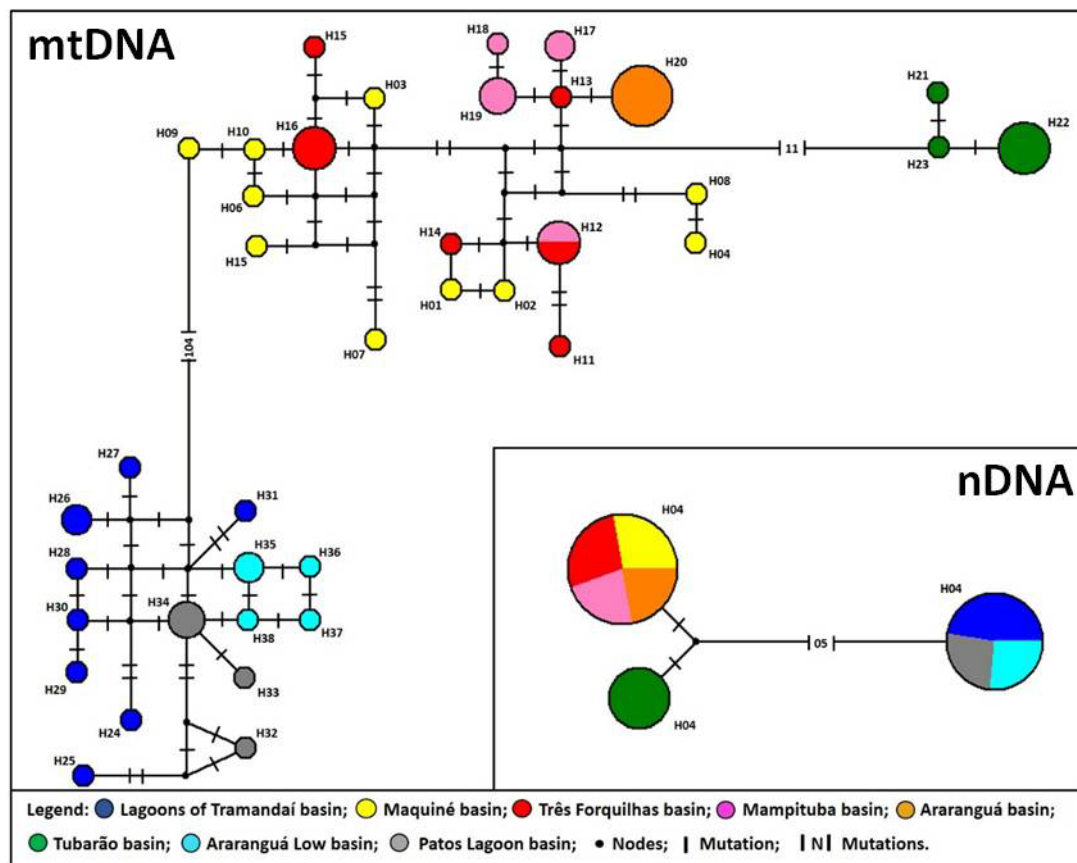
- revealed by molecular systematic and population genetic analyses. *Hydrobiologia*, 617, 157–170.
- Tschá, M.K, Baggio, R.A, Marteleto, F.M, Abilhoa, V, Bachmann, L. & Boeger, W.A. (2016). Sea level variations have influenced the demographic history of estuarine and freshwater fishes of the coastal plain of Paraná, Brazil. *Journal of Fish Biology*, 1–12
- Vari, R.P. (1988). The Curimatidae, a lowland Neotropical fish family (Pisces: Characiformes): distribution, endemism, and phylogenetic biogeography. In: Vanzolini, P.E. & Heyer, W.R, eds. *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, pp. 343–377.
- Villa, J. (1977). A new species of pimelodid catfish of the genus *Rhamdia* from Nicaragua, Central America. *Brenesia*, 2(13), 133–142.
- Villwock, J.A. & Tomazelli, L.J. (1995). Geologia costeira do Rio Grande do Sul. *Notas Técnicas*, 8, 1–45.
- Weber, A, Allegrucci, G. & Sbordoni, V. (2003). *Rhamdia laluchensis*, a new species of troglobitic catfish (Siluriformes: Pimelodidae) from Chiapas, Mexico. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 14(3), 273–280.
- Weitzman, S.H, Menezes, N.A. & Weitzman, M.J. (1988). Phylogenetic biogeography of the Glandulocaudini (Teleostei: Characiformes, Characidae) with comments on the distributions of other freshwater fishes in eastern and southeastern Brazil. *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, pp. 379–427.
- Wilkens, H. (2001). Convergent adaptations to cave life in the *Rhamdia laticauda* catfish group (Pimelodidae, Teleostei). In: *The biology of hypogean fishes*. Springer Netherlands, pp. 251–261.



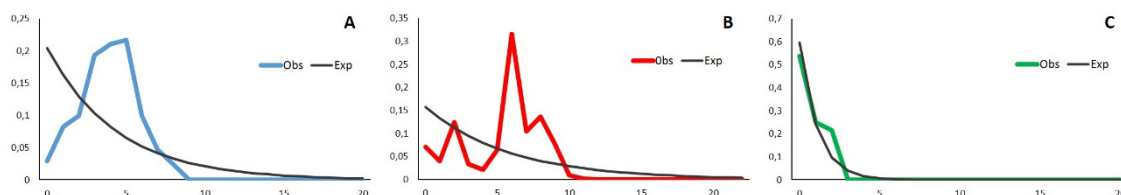
## Figures



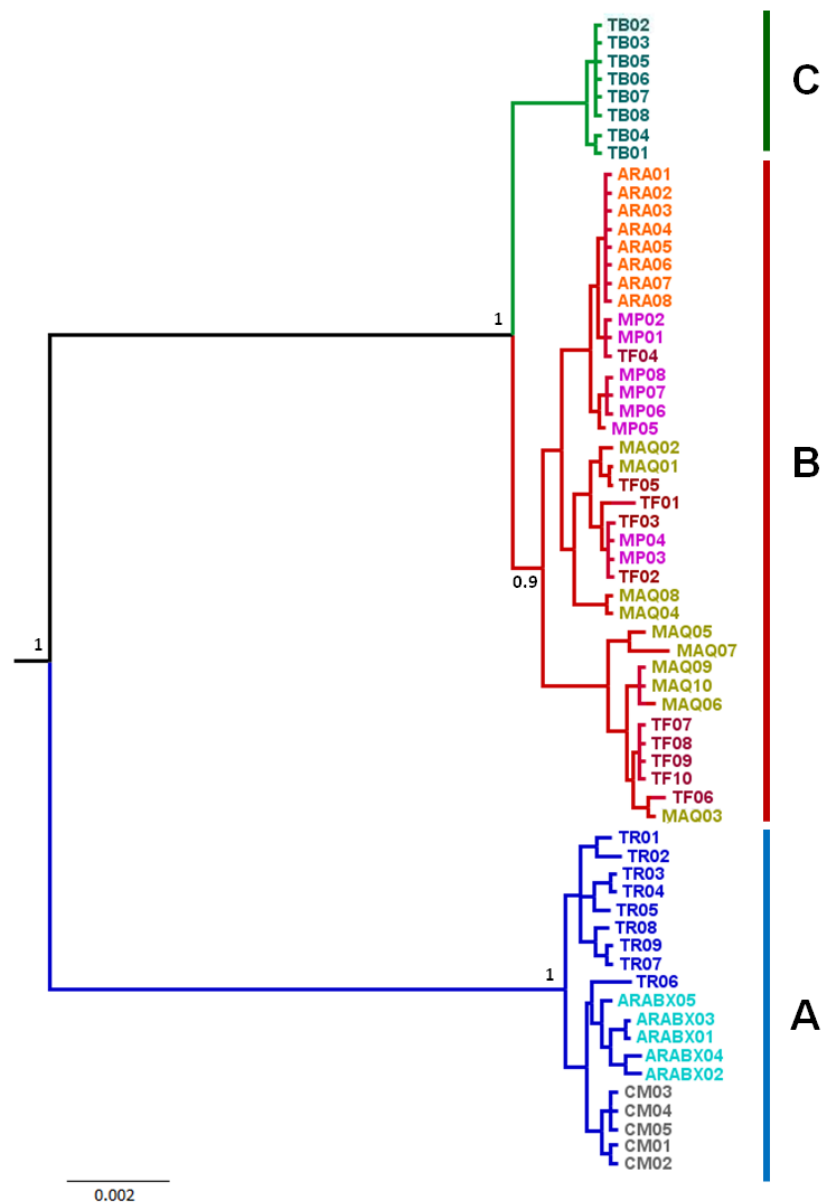
**Figure 1.** Study area: 1) rio Maquiné; 2) rio Três Forquilhas; 3) rio Mampituba; 4) rio Araranguá, and 5) rio Tubarão. The hydrographic basins are surrounded by coloured lines. Rivers 1–4 form part of the Tramandaí-Mampituba ecoregion. Red dots represent collection localities of *Rhamdia* specimens used in genetic analyses.



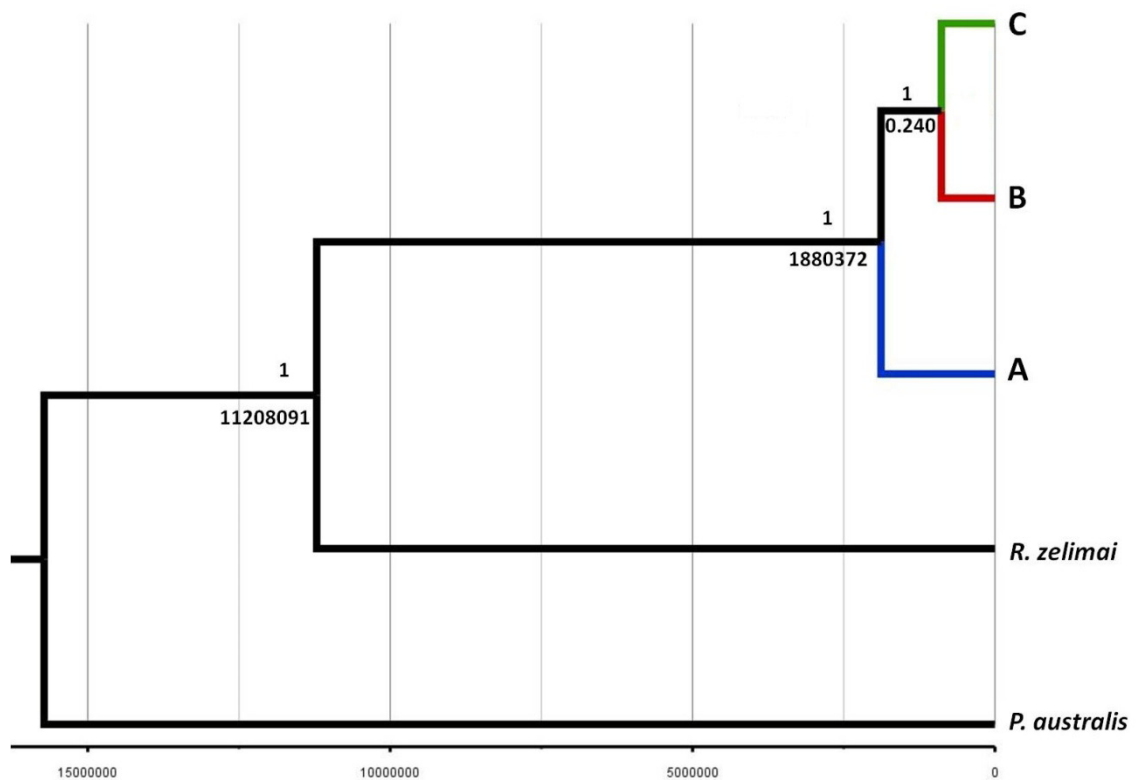
**Figure 2.** Haplotype network using Median-Joining for *Rhamdia* samples for mitochondrial data (mtDNA) and nuclear data (nDNA). Each circle represents a single haplotype and its size is proportional to its frequency. Different colours represent different populations. Coastal Plain Group (*Rhamdiaaff. quelen*) represented in blues and gray, Tubarão Group (*Rhamdia eurycephala*) represented in green, and Maquiné-Mampituba Group (*Rhamdia gabrielae*) represented in hot colours.



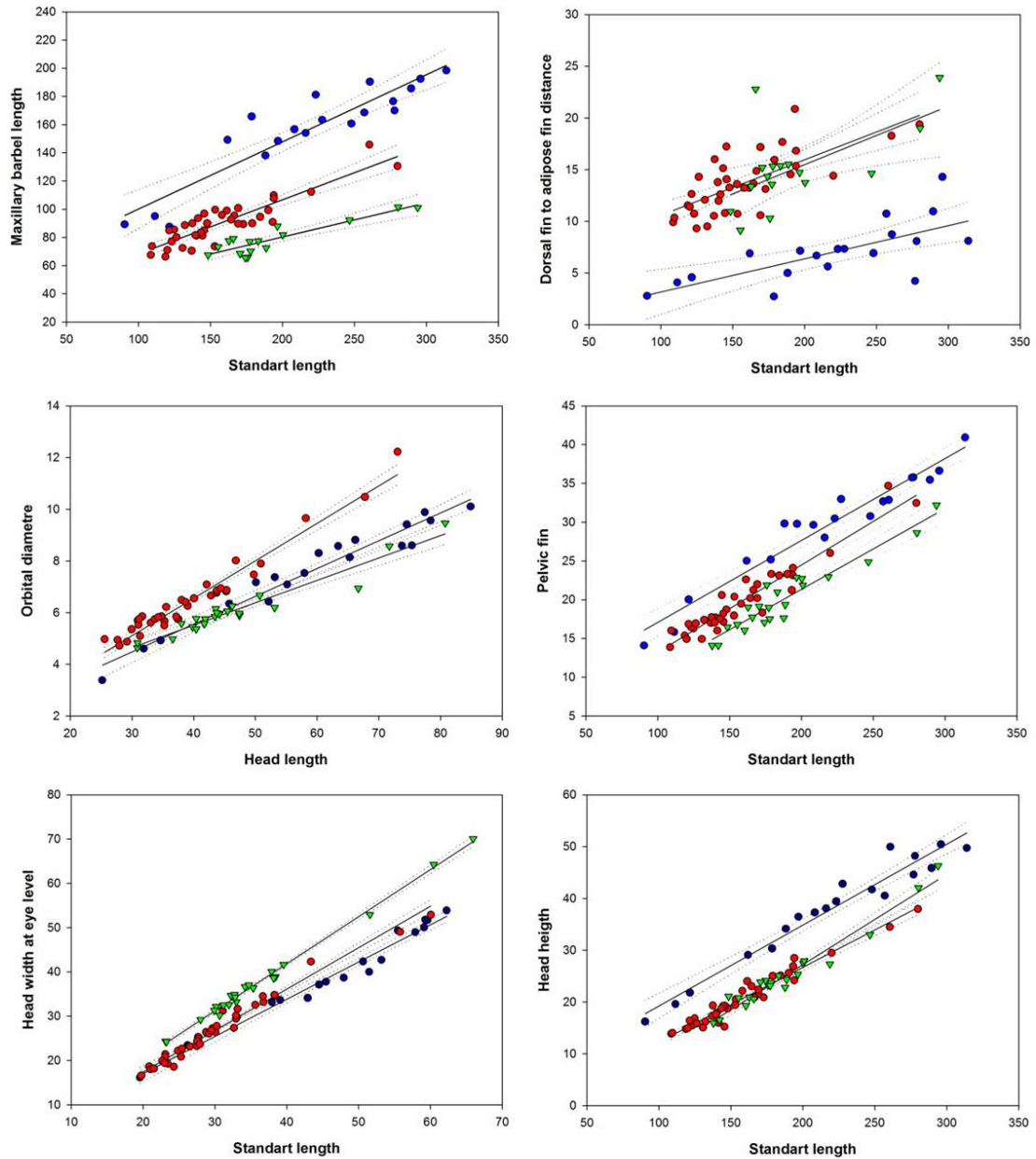
**Figure 3.** Mismatch distribution for: (A) Coastal Plain Group (*Rhamdiaaff. quelen*), (B) Maquiné-Mampituba Group (*Rhamdia gabrielae*), and (C) Tubarão Group (*Rhamdia eurycephala*). Coloured line is observed data and gray line is expected data.



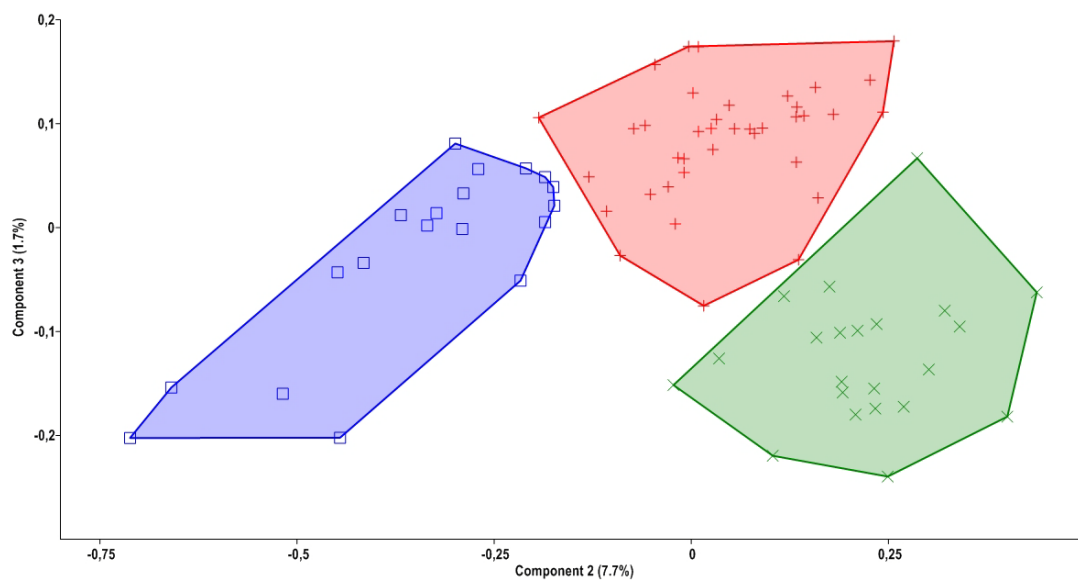
**Figure 4.** Gene tree for all DNA data set produced by Bayesian analysis in MrBayes. Values on nodes represent Bayesian posterior probabilities: (A)Coastal Plain Group (*Rhamdia aff. quelen*), (B)Maquiné-Mampituba Group (*Rhamdia gabriellae*) and (C) Tubarão Group (*Rhamdia eurycephala*). TB (green) – rio Tubarão; ARA (Orange) – upper rio Araranguá; MP (pink) – rio Mampituba; TF (red) – rio Três Forquilhas; MAQ (yellow) – rio Maquiné; TR (dark blue) – Tramandaí lagoons; ARAB (light blue) – lower rio Araranguá; CM (grey) – laguna dos Patos



**Figure 5.** Species tree with strongest support according to Bayesian posterior probabilities produced in Beast. Numbers on the top represent posterior probabilities and number on the bottom of are the divergence dates of the respective node. The colourful branches indicate the groups recovered in previous analyses. (A)Coastal Plain Group, (B)Maquiné-Mampituba Group (*Rhamdia gabriellae*) and (C) Tubarão Group (*Rhamdia eurycephala*).



**Figure 6.** Linear regression plots of the main morphological measurements that diagnose the two new species of *Rhamdia* in southern CDSEB region. Blue circle: *Rhamdia* aff. *quelen*; red circle: *Rhamdia gabrielae*; green triangle: *Rhamdia eurycephala*. Dashed lines represent 95% confidence interval.



**Figure 7.** Scatter plot of combined samples of *Rhamdiagabrielae* (red), *Rhamdiaeurycephala* (green) and *Rhamdia* aff. *quelen* (blue) on the second and third principal component axis.



**Figure 8.** Holotype of *Rhamdiagabrielae* (UFRGS 20010), 194 mm SL. In dorsal, lateral, and ventral views.





**Figure 9.** *Rhamdia eurycephala* (UFRGS 19908), 246.6 mm SL. In dorsal, lateral, and ventral views.



**Figure 10.** Variation in sea level for the last 2 Ma shown according to Miller *et al.* (2011). The red lines represent the points of divergence between the lines of Rhamdia, A) First divergence and B) second divergence

## Tables

**Table 1.** Species, drainage, voucher specimen and geographical coordinates of tissue samples used in the molecular analyses.

Species	N	Drainage	Voucher	Coordinates
<i>Rhamdiagabrielae</i>	5	Rio Maquiné	UFRGS 18093	S29°39'09"/W50°12'33"
<i>Rhamdiagabrielae</i>	5	Rio Maquiné	UFRGS 19094	S29°35'16"/W50°16'13"
<i>Rhamdiagabrielae</i>	10	Rio Três Forquilhas	UFRGS 18010	S29°32'56"/W50°04'13"
<i>Rhamdiagabrielae</i>	8	Rio Mampituba	UFRGS 19902	S29°13'02"/W49°59'58"
<i>Rhamdiagabrielae</i>	8	Upper rio Araranguá	UFRGS 19903	S28°35'11"/W49°31'24"
<i>Rhamdiaeurycephala</i>	8	Upper rio Tubarão	UFRGS 19904	S27°51'36"/W49°07'50"
<i>Rhamdiaaff. quelen</i>	5	Lower rio Araranguá	UFRGS 21360	S28°55'36"/W49°33'25"
<i>Rhamdiaaff. quelen</i>	5	Lagoa Itapeva	UFRGS 19424	S29°36'14"/W49°59'27"
<i>Rhamdiaaff. quelen</i>	4	Lagoa dos Quadros	UFRGS 17717	S29°39'58"/W50°01'53"
<i>Rhamdia aff. quelen</i>	5	Lagoa dos Patos	UFRGS 18425	S31°00'14"/W52°05'58"
<i>Rhamdella zelimai</i>	1	Rio Maquiné	UFRGS 19092	S29°35'16"/W50°16'13"
<i>Pimelodella australis</i>	1	Lagoa dos Quadros	UFRGS 19510	S29°39'58"/W50°01'53"

**Table 2.** Molecular variance (AMOVA) for mtDNA data among and within 1) all groups, 2) Coastal Plain Group populations, and 3) Maquiné-Mampituba Group populations.

	1. All groups		2. Coastal Plain Group		3. Maquiné-Mampituba Group	
Source of variation	d.f.	Percentage of variation	d.f.	Percentage of variation	d.f.	Percentage of variation
Among groups	2	92.31	-	-	-	-
Among populations	3	2.87	3	33.94	3	34.73
Within population	48	4.82	32	66.06	32	65.27
Fst		0.95182		0.33944		0.34735

**Table 3.** Fst values among analysed populations of Maquiné-Mampituba Group (MAQ – rio Maquiné, TF – rio Três Forquilhas, MAM – rio Mampituba, ARA – Upper rio Araranguá), Tubarão Group (TUB – rio Tubarão), and Coastal plain Group (TRA - Lagoons of Tramandaí basin, LARA - Lower rio Araranguá and PATOS - Patos basin). Significant values in bold.

	MAQ	TF	MAM	ARA	TUB	TRA	LARA	PATOS
MAQ	-							
TF	0.02078	-						
MAM	<b>0.28350</b>	<b>0.27844</b>	-					
ARA	<b>0.51768</b>	<b>0.58250</b>	<b>0.45714</b>	-				
TUB	<b>0.71898</b>	<b>0.78250</b>	<b>0.84111</b>	<b>0.97365</b>	-			
TRA	<b>0.95122</b>	<b>0.95882</b>	<b>0.96420</b>	<b>0.97775</b>	<b>0.97471</b>	-		
LARA	<b>0.95716</b>	<b>0.96752</b>	<b>0.97654</b>	<b>0.99606</b>	<b>0.99208</b>	<b>0.36851</b>	-	
PATOS	<b>0.95578</b>	<b>0.96752</b>	<b>0.97654</b>	<b>0.99606</b>	<b>0.99070</b>	<b>0.24018</b>	<b>0.50000</b>	-

**Table4.** Morphometric data of the three species of *Rhamdia*.

	<i>Rhamdiagabrielae</i> (n=38)			<i>Rhamdiaeurycephala</i> (n=20)			<i>Rhamdia aff. quelen</i> (n=22)	
	min-max	Mean±SD	Holotype	min-max	Mean±SD	Holotype	min-max	Mean±SD
Standard length (mm)	109.0-280.0	158.0	194.0	137.8-294.0	188.48	246.6	90.4-314.0	218.16
<b>Percent of Standard Length</b>								
Maxillary-barbel length	46.6-69.9	58.1±6.2	56.5	31.2-47.7	39.7±4.7	37.4	61.2-98.7	74.2±11.1
Pectoral-girdle width	17.5-21.5	19.0±0.9	18.3	16.4-22.4	19.0±1.5	20.0	19.7-23.4	21.0±0.8
Pelvic-girdle width	7.3-11.8	9.9±0.8	10.3	8.4-11.4	9.8±0.8	10.5	9.0-11.5	10.5±0.6
Body depth	15.1-20.9	17.1±1.1	17.1	14.7-19.1	16.8±1.4	17.3	20.1-22.9	21.3±0.8
Pre-dorsal distance	34.2-38.4	35.8±0.9	34.3	31.6-38.9	35.4±2.0	37.2	34.5-39.3	37.1±1.1
Dorsal-fin to caudal-fin distance	52.0-56.9	54.1±1.3	54.2	48.6-57.9	53.8±2.3	50.4	44.5-51.0	48.1±1.6
Dorsal-fin to adipose-fin distance	6.2-11.8	8.8±1.4	07.9	5.8-13.7	8.3±1.8	5.9	1.5-4.8	3.2±.8
Pre-pectoral distance	22.4-27.9	24.8±1.1	23.7	21.3-26.0	23.7±1.4	25.9	25.2-28.6	26.7±0.9
Pre-pelvic distance	46.5-53.6	49.6±1.8	49.4	45.9-51.7	49.0±1.6	50.2	46.7-54.7	51.3±1.9
Pre-anal distance	64.4-72.2	68.6±1.7	67.2	64.7-70.7	68.1±1.2	69.4	65.0-73.7	69.7±2.4
Pelvic-fin to anal-fin distance	18.2-21.6	20.0±0.9	18.8	18.3-21.3	19.6±0.83	19.15	16.4-22.0	19.4±1.3
Adipose-fin to caudal-fin distance	7.6-10.4	8.9±0.7	08.2	9.0-11.6	10.4±0.7	9.6	8.3-13.5	10.7±1.2
Caudal-peduncle length	17.1-21.4	19.3±1.1	20.7	17.3-21.0	19.6±1.1	17.3	17.1-21.0	19.1±1.0
Caudal-peduncle depth	9.4-12.1	10.7±0.5	12.8	9.4-10.6	10.1±0.4	10.0	9.2-11.2	10.2±0.4
Pelvic-fin length	10.6-14.6	12.6±0.8	13.1	09.4-11.5	10.6±0.6	10.0	12.2-16.5	13.8±1.3
Anal-fin base length	10.9-14.9	12.8±0.8	14.8	11.3-14.2	12.3±0.6	12.1	08.7-14.3	12.1±1.5
Anal-fin length	18.6-22.6	20.4±0.9	20.0	17.3-21.5	19.5±1.0	18.7	15.8-22.3	20.1±1.6
Dorsal-fin base length	11.4-13.1	13.3±0.7	12.8	12.4-14.1	13.2±0.4	12.4	13.9-19.0	17.0±1.1
Dorsal-fin height	11.2-16.0	13.5±1.0	13.0	11.6-16.0	13.2±1.1	12.3	11.6-17.1	14.7±1.4
Dorsal-fin spine length	5.0-10.6	7.0±1.1	6.1	5.7-7.8	6.8±0.6	5.8	7.0-9.7	8.6±0.9
Pectoral-fin spine length	8.1-10.9	9.9±0.8	9.0	6.6-9.7	8.4±0.8	7.6	11.2-14.3	12.8±0.8
Adipose-fin base length	31.7-39.4	36.1±1.9	37.2	32.6-39.0	35.4±1.5	36.5	32.0-34.7	33.5±0.9

Head length	22.7-27.1	25.0±1.0	23.3	23.1-27.5	25.4±1.1	27.0	25.6-28.7	27.3±1.0
<b>Percent of Head Length</b>								
Snout length	40.1-46.7	42.5±1.7	41.9	40.1-45.1	42.5±1.5	44.7	36.9-45.2	39.9±2.3
Snout height	33.4-41.0	37.4±1.9	37.7	33.6-44.2	38.7±2.9	35.8	34.0-45.7	40.3±3.2
Head height	43.1-61.9	52.1±3.6	53.3	49.5-58.7	53.6±2.7	49.4	58.4-68.5	63.7±3.1
Orbital diameter	15.0-19.0	16.2±1.0	17.4	10.4-14.7	13.1±1.1	10.4	11.4-14.7	13.1±0.9
Interorbital distance	28.1-37.0	32.5±2.2	32.5	29.0-38.4	33.1±2.3	35.7	34.0-42.2	37.7±2.0
Mouth length	44.1-56.4	49.1±3.1	50.22	47.9-54.7	50.9±1.9	50.9	43.2-52.1	47.4±2.6
Maxillary-barbels distance	34.0-42.3	37.9±2.1	37.4	27.8-41.4	37.6±3.2	38.1	34.2-40.2	37.3±1.6
Anterior nares distance	18.7-25.6	22.5±1.7	25.24	22.9-25.6	24.7±0.6	24.9	19.7-26.2	22.4±1.5
Anterior nares to posterior nares distance	14.3-17.9	16.0±0.9	15.65	13.3-16.0	14.6±0.8	14.4	11.4-16.0	13.9±1.4
Posterior nares to orbit distance	15.6-19.8	18.0±1.2	19.19	15.3-19.2	17.8±1.1	18.8	15.3-19.6	18.0±1.1
Posterior nares distance	15.8-19.9	17.8±1.1	18.26	18.0-20.5	19.2±0.8	19.3	18.5-24.1	20.6±1.4
External mental-barbels distance	31.7-41.6	36.5±2.9	39.5	37.7-44.7	41.1±1.9	37.6	33.3-40.0	36.6±1.9
Internal mental-barbels distance	13.4-22.7	17.6±2.2	22.08	16.4-23.2	19.6±1.7	18.8	15.4-20.4	17.6±1.4
Distance between mental-barbel	8.8-12.5	9.8±0.9	9.9	8.9-12.3	10.7±0.9	9.4	7.7-11.3	9.7±0.9
External mental-barbel length	81.0-122	100±10.8	102.0	54.4-93.1	77.3±11.7	54.4	87.2-114.9	101.0±8.3
Internal mental-barbel length	24.0-83.8	58.7±11.4	61.5	32.0-63.4	47.7±9.1	32.4	43.1-70.7	56.3±8.1
Head width at eye level	59.7-76.1	67.7±3.99	66.3	78.3-89.6	80.7±3.2	79.3	62.6-67.6	65.2±1.6

## Referencias

- Angulo, A., Garita-Alvarado, C. A., Bussing, W. A., & López, M. I. (2013). Annotated checklist of the freshwater fishes of continental and insular Costa Rica: additions and nomenclatural revisions. *Check List*, 9(5), 987-1019.
- Anza, J. A. (2006). Revisão das espécies do gênero *Rhamdia* (siluriformes: heptapteridae) de drenagens costeiras do sul e sudeste do Brasil, um exemplo de diversidade subestimada do gênero.
- Barbour, T., & Cole, L. J. (1906). Vertebrata from Yucatan, Reptilia, Amphibia, and Pisces.
- Behre, E. H. (1928). A list of the fresh water fishes of western Panama between long. 81 45 and 83 15 W. *Ann. Carnegie Mus*, 18(2), 305-328.
- Bermingham, E., McCafferty, S.S., Martin, A.P. (1997). Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamanian Isthmus. In: Kocher, T.D, Stepien, C.A, eds. *Molecular Systematics of Fishes*. San Diego, Academic Press, pp. 113–128.
- Bertaco, V.A, Ferrer, J, Carvalho, F.R, Malabarba, L.R. (2016). Inventory of the freshwater fishes from a densely collected area in South America - a case study of the current knowledge of Neotropical fish diversity. *Zootaxa*, 4138(3), 401–440.
- Bleeker, P. (1858). De visschen van den Indischen Archipel beschreven en toegelicht. Deel I. Siluri. *Acta Societatis Regiae Scientiarum Indo-Neêrlandicae* v. 4 (art. 2): i-xii + 1-370. [Date of publication from Kottelat 2011:79 [ref. 31413] Also published as book: *Ichthyologiae Archipelagi Indici Prodrum. Vol 1. Siluri*. Batavia on 23 Sept. 1858.
- Bloch, M. E. (1794). *Naturgeschichte der ausländischen Fische*. Berlin. v. 8: i-iv + 1-174, Pls. 361-396.
- Bichuette, M.E, Trajano, E. (2005). A new cave species of *Rhamdia* (Siluriformes: Heptapteridae) from Serra do Ramalho, northeastern Brazil, with notes on ecology and behavior. *Neotropica Ichthyology*, 3(4), 587–595.
- Bockmann, F. A. (1998). *Análise filogenética da família Heptapteridae (Teleostei, Ostariophysi, Siluriformes) e redefinição de seus gêneros* (Doctoral dissertation).
- Bockmann, F. A., Guazzelli, G. M. (2003). In: Reis, R. E., Kullander, S. O., & Ferraris, Jr, C. J. 2003. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs.
- Bockmann, F. A., & Castro, R. (2010). The blind catfish from the caves of Chapada Diamantina, Bahia, Brazil (Siluriformes: Heptapteridae): description, anatomy,

phylogenetic relationships, natural history, and biogeography. *Neotropical Ichthyology*, 8(4), 673-706.

- Bockmann, F. A., & Miquelarena, A. M. (2008). Anatomy and phylogenetic relationships of a new catfish species from northeastern Argentina with comments on the phylogenetic relationships of the genus *Rhamdella* Eigenmann and Eigenmann 1888 (Siluriformes, Heptapteridae). *Zootaxa*, 1780, 1-54.
- Bussing, W.A. (1998). *Freshwater fishes of Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica, vol 4.
- Britski, H. A. (2001). Sobre a obra Velhas-Flodens Fiske [Peixes do Rio das Velhas. In: Alves, C. B. M., & Pompeu, P. S. 2001. *Peixes do Rio das Velhas: passado e presente* (CBM Alves & PS Pompeu, eds.). SEGRAC, Belo Horizonte, 15-22.
- Burgess, W. (1989). *An atlas of freshwater and marine catfishes: a preliminary survey of the Siluriformes*. tfh publications.
- Bussing, W. A. (1987). *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica.
- Casatti, L., & Castro, R. M. C. (1998). A fish community of the São Francisco River headwaters riffles, southeastern Brazil. *Ichthyological exploration of freshwaters*, 9, 229-242.
- Cépède, L. (1830). *Les âges de la nature et histoire de l'espèce humaine* (Vol. 1). FG Levrault.
- Cope, E. D. (1867). Supplement on some new species of American and African fishes. *Transactions of the American Philosophical Society*, 13, 400-407.
- Cuvier, G. (1829). *Le Règne Animal, distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée*. Edition 2. v. 2: i-xv + 1-406.
- Dahl, G. 1961. Nematognathous fishes collected during the Macarena Expedition 1959. Part II: Pimelodidae, Callophysidae. *Novedades Colombianas* v. 1(6): 483-514.
- Devincenzi, G. J. (1925). El primer ensayo sobre Ictiología del Uruguay. La clase "Peces" de la zoología de don Dámaso A. Larrañaga. In: *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* (Ser. 2)(Vol. 6, pp. 295-323).
- DoNascimento, C., Provenzano, F., & Lundberg, J. G. (2004). *Rhamdiaguasarensis* (Siluriformes: Heptapteridae), a new species of cave catfish from the Sierra de Perijá,



- northwestern Venezuela. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 117(4), 564-574.
- Doyle, J. J., & Doyle, J. L. (1987). CTAB DNA extraction in plants. *Phytochemical Bulletin*, 19, 11-15.
- Drummond, A.J, Rambaut, A. (2007). BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC evolutionary biology*, 7(1), 214.
- Eigenmann, C. H. (1917). *Pimelodella* and *Typhlobagrus*. Memoirs of the Carnegie Museum v. 7 (no. 4): 229-258, Pls. 29-35.
- Eigenmann, C. H. (1920). The fishes of Lake Valencia, Caracas, and of the Rio Tuy at El Concejo, Venezuela. (Contrib. Zool. Lab. Ind. Univ. No. 170). *Indiana University Studies* v. 7 (no. 44): 1-13, Pls. 1-3.
- Eigenmann, C. H. (1920) In: Pearson, N. E. 1924. The fishes of the eastern slope of the Andes. I. The fishes of the Rio Beni basin, Bolivia, collected by the Mulford expedition. *Indiana University Studies* v. 11 (no. 64): 1-83, Pls. 1-12.
- Eigenmann, C.H, Eigenmann, R.S. (1888). Preliminary notes on South American Nematognathi. I. *Proceedings of the California Academy of Sciences* (1): 119-172.
- Eigenmann, C. H. & Eigenmann. R. S. (1890). A revision of the South American Nematognathi or cat-fishes. Occasional Papers California Academy of Sciences No. 1: 1-508.
- Eigenmann, C. H., & Fisher, H. G. (1917). *On Some Species of Rhamdia: A Genus of South American Siluridae, in the Carnegie Museum*. Carnegie Museum.
- Eigenmann, C. H., & Allen, W. R. (1942). *Fishes of Western South America: 1. The Intercordilleran and Amazonian Lowlands of Peru. 2. The High Pampas of Peru, Bolivia and Northern Chile; With a Revision of the Peruvian Gymnotidae and of the Genus Orestias*. University of Kentucky.
- Eschmeyer, W. N. and R. Fricke, and R. van der Laan (eds). CATALOG OF FISHES: GENERA, SPECIES, REFERENCES.(<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed dd mmm 2017.
- Evermann, B. W. & and Kendall, W. C. (1907) Notes on a Collection of Fishes from Argentina, South America, with descriptions of Three New Species. *Proceedings of the United States National Museum* No. 1482.

- Excoffier, L, Laval, G. & Schneider, S. (2005). Arlequin 3.01: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1, 47–50.
- Fernández-Yepe, A., & Martín Salazar, F. (1952). Notas sobre la fauna ictiológica de la region Baruta-El Hatillo. *Memoria, Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 12, 31-45.
- Ferraris C.J. 2007. *Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types* (pp. 1-628). Auckland, New Zealand: Magnolia Press.
- Fitzgibbon, R. H. (1954). Uruguay Portrait Of A Democracy.
- Fowler, H. W. (1906). Further knowledge of some heterognathous fishes. Part I. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 293-351.
- Fowler, H. W. (1914). Fishes from the Rupununi River, British Guiana. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 229-284.
- Fowler, H. W. (1915). The fishes of Trinidad, Grenada, and St. Lucia, British West Indies. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 520-546.
- Fowler, H. W. (1932). Notes on fresh water fishes from Central America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 84, 379-385.
- Fowler, H. W. (1935). Fresh-water fishes obtained in Guatemala by Mr. Rodolphe Meyer de Schauensee in 1935. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 87, 515-531.
- Fowler, H. W. (1941). A collection of fresh-water fishes obtained in eastern Brazil by Dr. Rodolpho von Ihering. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 93, 123-336.
- Fu, Y.X. (1997). Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 147(2), 915–925.
- Galvis, G, Mojica, J.I, Camargo, M. (1997). *Peces del Catatumbo*. Santafé de Bogotá, Asociación Cravo Norte, pp. 188.
- Garavello, J.C, Shibatta, O.A. (2016). Reappraisal of *Rhamdiabrunneri* Haseman, 1911 and *R. voulezi* Haseman, 1911 (Siluriformes: Heptapteridae) from the rio Iguaçu with notes on their morphometry and karyotype. *Neotropical Ichthyology*, 14(1).
- Greenfield, D.W, Thomerson, J.E. (1997). *Fishes of the continental waters of Belize*. Florida, University Press of Florida.

- Gill, T. N. (1858). Synopsis of the fresh water fishes of the western portion of the island of Trinidad, *W. I. Annals of the Lyceum of Natural History of New York* v. 6 (nos 10-13, art. 38): 363-430.
- Gill, T.N. 1870. On some new species of fishes obtained by Prof. Orton from the Marañon, or Upper Amazon, and Napo Rivers. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* v. 22: 92-96.
- Gill, T. (1876). Notes on Fishes from the Isthmus of Panama, Collected by Dr. JF Bransford, USN. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 335-339.
- Greenfield, D. W., Greenfield, T. A., & Woods, R. L. (1982). new subspecies of cave-dwelling pimelodid catfish, *Rhamdia laticauda typhla* from Belize, Central America. *Brenesia*.
- Guedes, D. S. (1980). Contribuição ao estudo da sistemática e alimentação de jundiás (*Rhamdia* spp) na região central do Rio Grande do Sul (Pisces, Pimelodidae). *Santa Maria-RS*.
- Günther, A. (1859). *Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the acanthopterygian fishes in the collection of the British Museum. Gasterosteidae, Berycidae, Percidae, Aphredoderidae, Pristipomatidae, Mullidae, Sparidae*. v. 1: i-xxxi + 1-524.
- Günther, A. (1860). Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the acanthopterygian fishes in the collection of the British Museum. Squamipinnes, Cirrhitidae, Triglidae, Trachinidae, Sciaenidae, Polynemidae, Sphyraenidae, Trichiuridae, Scombridae, Carangidae, Xiphiidae. *British Mus., London*. v. 2: i-xxi + 1-548.
- Günther, A. 1864. *Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Physostomi, containing the families Siluridae, Characinidae, Haplochromidae, Sternopygidae, Scopelidae, Stomiatidae in the collection of the British Museum*. British Museum, London v. 5: i-xxii, 1-455 pp.
- Günther, A. (1868). XIV. An account of the Fishes of the States of Central America, based on collections made by Capt. JM Dow, F. Godman, Esq., and O. Salvin, Esq. *Journal of Zoology*, 6(7), 377-494.
- Güntert, H. (1942). *Beschreibung einiger zum Teil noch unbekannter südamerikanischer*

*Siluren aus dem Naturhistorischen Museum in Basel.*

- Hardman, M. (2004). The phylogenetic relationships among Noturus catfishes (Siluriformes: Ictaluridae) as inferred from mitochondrial gene cytochrome b and nuclear recombination activating gene 2. *Molecular phylogenetics and evolution*, 30(2), 395-408.
- Haseman, J. D. (1911). Some new species of fishes from the Rio Iguassú. *Ann. Carnegie Mus.*, 7, 374-387.
- Hensel, R. (1870). Beiträge zur Kenntniss der Wirbelthiere Südbrasiens. (Fortsetzung). *Archiv für Naturgeschichte* v. 36 (no. 1): 50-91.
- Hernández, C.L, Ortega-Lara, A, Sánchez-Garcés, G.C, & Alford, M.H. (2015). Genetic and morphometric evidence for the recognition of several recently synonymized species of trans-Andean Rhamdia (Pisces: Siluriformes: Heptapteridae). *Copeia*, 103(3), 563-579.
- Hildebrand, S. F. (1938). *A new catalogue of the fresh-water fishes of Panama*. Field Museum of Natural History.
- Hubbs, C. L. (1935). Fresh-water fishes collected in British Honduras and Guatemala.
- Hubbs, C. L. (1936). *Fishes of the Yucatan peninsula*. Carnegie Institution of Washington.
- Humboldt, A. (1821). *Recherches sur les poissons fluviatiles de l'Amérique Équinoxiale*.
- Jardine, W. (1841). In: Schomburgk, R. H. 1841. The Natural history of fishes of Guiana. Part. 1. The Naturalist's Library, Ichthyology, 3.
- Jordan, D. S. & Evermann, B. W. (1896). The fishes of North and Middle America: a descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America, north of the Isthmus of Panama. Part I. *Bulletin of the United States National Museum No. 47*: i-lx + 1-1240.
- Ivanova, N.V, Zemlak, T.S, Hanner, R.H, Hebert, P.D. (2007). Universal primer cocktails for fish DNA barcoding. *Molecular Ecology Notes*, 7(4), 544–548.
- Kner, R. (1858). Ichthyologische Beiträge. II. Abtheilung. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. *Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* v. 26 (s. 373): 373-448, Pls. 1-9.
- Koerber, S., Litz, T. O., & Mirande, J. M. (2017). CLOFFAR-update 3-supplement to Checklist of the Freshwater Fishes of Argentina. *Ichthyological Contributions of Peces Criollos*, 47, 1-9.

- Kottelat, M. (2013). The fishes of the inland waters of southeast Asia: a catalogue and core bibliography of the fishes known to occur in freshwaters, mangroves and estuaries. *Raffles Bulletin of Zoology*.
- Lanfear, R, Calcott, B, Ho, S.Y.W. & Guindon, S. (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 1695–1701.
- Langeani, F. (1990). Revisão do gênero *Neoplecostomus*, com a descrição de quatro espécies novas do sudeste brasileiro (Ostariophysi, Siluriformes, Loricariidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série Zoologia*, 3, 3-31.
- Larrañaga, D. A. (1923). Escritos de Don Dámaso Antonio Larrañaga. *Los Publica el Instituto Histórico y Geográfico del Uruguay*. Edición Nacional. v. 2: 1-512.
- Le Bail, P. Y, Keith, P & Planquette, P. (2000) *Atlas des poissons d'eau douce de Guyane*. Tome 2 - fascicule II. Siluriformes. 1-307.
- Li, C, Ortí, G, Zhang, G & Lu, G. (2007). A practical approach to phylogenomics: the phylogeny of ray-finned fish (Actinopterygii) as a case study. *BMC Evolutionary Biology*, 7(1), 1.
- Li, W.L.S. & Drummond, A.J. (2012). Model averaging and Bayes factor calculation of relaxed molecular clocks in Bayesian phylogenetics. *Molecular Biology and Evolution*, 29, 751–761.
- Librado, P, Rozas, J. (2009). DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25, 1451–1452.
- Lopez, H.L, Morgan, C.C. & Montenegro, M.J. (2002). Ichthyological ecoregions of Argentina. *ProBiota*, 1, 1–68.
- Lundberg, J. G., Bornbusch, A. H., & Mago-Leccia, F. (1991). *Gladioglanis conquistador* n. sp. from Ecuador with diagnoses of the subfamilies Rhamdiinae Bleeker and Pseudopimelodinae n. subf.(Siluriformes: Pimelodidae). *Copeia*, 190-209.
- Lundberg, J. G., & McDade, L. (1986). A redescription of the rare Venezuelan catfish *Brachyrhamdia imitator* Myers (Siluriformes: Pimelodidae) with phylogenetic evidence for a large intrafamilial lineage. *Academy of Natural Sciences, Philadelphia*, 463, 1-24.
- Lundberg, J. G., Littmann, M. W., Reis, R. E., Kullander, S. O., & Ferraris Jr, C. J. (2003). Check list of the freshwater fishes of South and Central America. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*.

- Lucena, C. D., & da Silva, J. P. (1991). Descrição de uma nova espécie do gênero *Rhamdella* Eigenmann & Eigenmann, 1888 (Siluriformes: Pimelodidae) para o médio rio Uruguai, sul do Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, Série Zoologia*, 4, 28-47.
- Lütken, C. F. (1874). Siluridae novae Brasiliae centralis a clarissimo J. Reinhardt in provincia Minas-geraës circa oppidulum Lagoa Santa, praecipue in flumine Rio das Velhas et affluentibus collectae, secundum characteres essentielles breviter descriptae. *Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandling og dets Medlemmers Arbejder (Kjøbenhavn) 1874* (no. 1): 29-36.
- Lütken, C.F. (1875). *Velhas-Flodens Fiske. Et Bidrag til Brasiliens Ichthyologi; efter Professor J. Reinhardts Indsamlinger og Optegnelser. Det Kongelige Danske visenskabernes selskabs skrifter. Naturvidenskabelig og matematisk afdeling. 5te Raekk [Ser. 5]. v. 12 (2): 121-253 + 2 unnum. + I-XXI, Pls. 1-5.*
- Malabarba, L. R. (1989). Histórico sistemático e lista comentada das espécies de peixes de água doce do sistema da laguna dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, série zoologia*, 2(8), 107-179.
- Matamoros, W. A., Schaefer, J. F., & Kreiser, B. R. (2009). Annotated checklist of the freshwater fishes of continental and insular Honduras. *Zootaxa*, 2307, 1-38.
- McMahan, C. D., Matamoros, W. A., CALDERÓN, F. S. Á., HENRÍQUEZ, W. Y., Recinos, H. M., Chakrabarty, P., ... & Herrera, N. (2013). Checklist of the inland fishes of El Salvador. *Zootaxa*, 3608(6), 440-456.
- Meek, S. E. (1902). *A contribution to the ichthyology of Mexico* (Vol. 3, No. 6). Field Columbian Museum.
- Meek, S. E. (1904). *The fresh-water fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec* (Vol. 5). Field Columbian Museum.
- Mees, G. F. (1974). *The Auchenipteridae and Pimelodidae of Suriname (Pisces, Nematognathi)*. Brill.
- Mees, G. F. (1986). Records of Auchenipteridae and Pimelodidae from French-Guiana (Pisces, Nematognathi). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen Series C-Biological and Medical Sciences*, 89(3), 311-325.
- Mees, G. F., & Cala, P. (1989). 2 New species of *Imparfinis* from Northern South-America (PISCES, NEMATOGNATHI, PIMELODIDAE). *Proceedings of the Koninklijke*

*Nederlandse Akademie Van Wetenschappen Series C-Biological and Medical Sciences*, 92(3), 379-394.

- Miquelarena, A. M., & Menni, R. C. (1999). *Rhamdella aymarae*, a new species from the Itiyuro River, northern Argentina (Siluriformes: Pimelodidae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 10(3), 201-210.
- Miller, R. R. (1984). *Rhamdiareddelli*, new species, the first blind pimelodid catfish from Middle America, with a key to the Mexican species. *San Diego Society of Natural History*.
- Miranda Ribeiro, A. 1907. Fauna Braziliense. Peixes. II. Desmobranchios. *Arquivos do Museu Nacional de Rio de Janeiro* (14): 132-217.
- Miranda Ribeiro, A. D. (1911). Fauna brasiliense. Peixes. Tomo IV (A)[Eleutherobranchios Aspirophoros]. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 16(4), 1-504.
- Miranda-Ribeiro, A. D. (1920). Os brachycephalideos do Museu Paulista. *Revista do Museu Paulista*, 12, 306-318.
- Müller, J. and Troschel F.H. 1848. In: Schomburgk, R. 1848. *Reisen in Britisch-Guiana in den Jahren 1840-1844: nebst einer Fauna und Flora Guiana's nach Vorlagen von Johannes Müller, Ehrenberg, Erichson, Klotzsch, Troschel, Cabanis und Andern*. Leipzig. 1-429 pp.
- Müller, J. and F. H. Troschel (1849). *Reisen in Britisch-Guiana in den Jahren 1840-44. Im Auftrag Sr. Majestat des Königs von Preussen ausgeführt von Richard Schomburgk. v. 3*. Berlin.
- Nelson, J. S., E. J. Crossman, H. Espinosa Pérez, L. T. Findley, C. R. Gilbert, R. N. Lea and J. D. Williams (2004). Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico. Sixth Edition. *American Fisheries Society, Special Publication 29*. Bethesda, Maryland. Sixth Ed.: 1-386
- Nico, L. G. (2001). Alexander von Humboldt (1769-1859): contributions to knowledge of new world fishes.
- Norman, J. R. (1926). XLI.—A new blind catfish from Trinidad, with a list of the blind cave-fishes. *Journal of Natural History*, 18(106), 324-331.
- Ortega, H. & Vari, R. P. (1986). Annotated checklist of the freshwater fishes of Peru.
- Ortega-Lara, A., Milani, N., DoNascimento, C., Villa-Navarro, F., & Maldonado-Ocampo, J. A. (2011). Two new trans-Andean species of *Imparfinis* Eigenmann & Norris, 1900



- (Siluriformes: Heptapteridae) from Colombia. *Neotropical Ichthyology*, 9(4), 777-793.
- Palumbi, S., Martin, A., Romano, S., McMillan, W.O., Stice, L. & Grabowski, G. (1991). *The simple fool's guide to PCR*. Honolulu, University of Hawaii.
- Page, L. M., H. Espinosa-Pérez, L. D. Findley, C. R. Gilbert, R. N. Lea, N. E. Mandrak, R. L. Mayden and J. S. Nelson (2013). Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico. Seventh Edition. *American Fisheries Society, Special Publication 34*. I + xii + 1-384.
- Papavero, N. (1971). Essays on the history of neotropical dipterology: with special reference to collectors (1750-1905) (Vol. 1). Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.
- Pearson, N. E. (1924). *The Fishes of the Eastern Slope of the Andes: The Fishes of the Rio Beni Basin, Bolivia, Collected by the Mulford Expedition. I*. Indiana University.
- Perdices, A., Bermingham, E., Montilla, A. & Doadrio, I. 2002. Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25(1), 172–189.
- Pérez, H. E., Dillanes, M. T. G., & Mata, P. F. (1993). *Los peces dulceacuicolas mexicanos* (Vol. 3). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Proudlove, G. S. (2006). *Subterranean fishes of the world: an account of the subterranean (hypogean) fishes described up to 2003 with a bibliography 1541-2004*. International Society for Subterranean Biology.
- Quoy, J.R.C. and Gaimard, J.P. 1824. Description des Poissons. Chapter IX. In: Freycinet, L., 1824. *Voyage autour du Monde, entrepris par ordre du roi, sous le ministere et conformement aux instructons de S. Exc. M. le Vicomte du Bouchage, secretaire d'état au département de la marine, exécuté sur les corvettes de L.M. L'Uranie et "La Physicienne, pendant les années 1817, 1818, 1819 et 182*. Paris. Pp. 192-401.
- Rambaut, A., Suchard, M. A., Xie, D., & Drummond, A. J. (2015). Tracer v1. 6. 2014.
- Reeves, R. G., & Bermingham, E. (2006). Colonization, population expansion, and lineage turnover: phylogeography of Mesoamerican characiform fish. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(2), 235-255.
- Reis, R. E., Malabarba, L. R., & de Lucena, C. A. (2014). A new species of *Rhamdella* Eigenmann & Eigenmann, 1888 (Siluriformes: Heptapteridae) from the coastal basins of Southern Brazil. *Arquivos de Zoologia (São Paulo)*, 45(esp), 41-50.
- Regan, C. (1906). On the Freshwater Fishes of the Island of Trinidad, based on the

- collection, notes, and sketches made by Mr. Lechmere Guppy. *Journal of Zoology*, 76(1-2), 378 -393.
- Regan, C. T. (1907). XXX.—Descriptions of six new freshwater fishes from Mexico and Central America. *Journal of Natural History*, 19(111), 258-260.
- Regan, C. T. (1907). *Biologia Centrali-Americana. Pisces*. London. Part 215: 33-160, Pls. 5-20.
- Regan, C. T. (1908). LX.—A collection of freshwater fishes made by Mr. CF underwood in Costa Rica. *Journal of Natural History*, 2(11), 455-464.
- Regan, C. T. (1913). XXXIV.—Fishes from the River Ucayali, Peru, collected by Mr. Mounsey. *Journal of Natural History*, 12(69), 281-283.
- Rendahl, H. (1941). *Fische aus dem pazifischen Abflussgebiet Kolumbiens*. Almqvist & Wiksell.
- Ribolli, J., Scaranto, B. M., Shibatta, O. A., Bombardelli, R. A., & Zaniboni-Filho, E. (2017). DNA barcoding confirms the occurrence of *Rhamdia branneri* and *Rhamdia voulezi* (Siluriformes: Heptapteridae) in the Iguaçu River Basin. *Neotropical Ichthyology*, 15(1).
- Romero, A. & Paulson, K.M. (2001). It's a wonderful hypogean life: a guide to the troglomorphic fishes of the world. In: *The biology of hypogean fishes*. Springer Netherlands, 13–41.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., ... & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology*, 61(3), 539-542.
- Rozas, J., Sánchez-DelBarrio, J. C., Messeguer, X., & Rozas, R. (2003). DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics*, 19(18), 2496-2497.
- Sarmiento, J., Bigorne, R., Carvajal-Vallejos, F., Maldonado, M., Leciack, E., Oberdorff, T., ... & Tedesco, P. (2014). *Peces de Bolivia= Bolivian fishes*.
- Sands, D. D., & Black, B. K. (1985). Two new species of *Brachyrhamdia*, Myers, 1927, from Brazil and Peru, together with a redefinition of the genus. *Catfishes of the World*, 3, 58.
- Scharpf, C. (2005). Annotated checklist of North American freshwater fishes, including subspecies and undescribed forms. *Part I: Petromyzontidae through Cyprinidae*. *Am. Curr*, 31(4), 1-44.
- Seba, A. 1759. *Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio et iconibus*

- artificiosissimis expressio per universam physices historiam*. H. K. Arksteus, Amstelaedami. v. 3: i-xxi, 1-212, Pls. 1-116.
- Shaw, G. (1826). *General zoology, or Systematic natural history*. Kearsley.
- Slobodian, V., & Bockmann, F. A. (2013). A new Brachyrhamdia (Siluriformes: Heptapteridae) from Rio Japurá basin, Brazil, with comments on its phylogenetic affinities, biogeography and mimicry in the genus. *Zootaxa*, 3717(1), 1-22.
- Slobodian, V., & Bockmann, F. A. (2016). First reliable records of distribution of Brachyrhamdia meesi Sands & Black, 1985 (Siluriformes: Heptapteridae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 27(4), 355-360.
- Spix, J. B. & Agassiz, L. (1829). Selecta genera et species piscium quos in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I colleget et pingendo curavit Dr J. B. de Spix Monachii. Part 1: i-xvi + i-ii + 1-82, Pls. 1-48; Part 2: 83-138, Pls. 49-101.
- Starks, E. C. (1906). On a Collection of fishes made by PO Simons in Ecuador and Peru.
- Steindachner, F. 1877. *Die Süßwasserfische des südöstlichen Brasilien (III)*. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* v. 74: 559-694.
- Steindachner, F. 1879. *Zur Fisch-Fauna des Magdalenen-Stromes*. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*. v. 39: 19-78
- Steindachner, F. (1882). Ichthyologische Beiträge (XII). *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* v. 86 (1. Abth.): 61-82, Pls. 1-5.
- Stresemann, E. (1954). Ferdinand Deppe's travels in Mexico, 1824-1829. *The Condor*, 56(2), 86-92.
- Silfvergrip, A.M.C. (1996). *A systematic review of the Neotropical catfish genus Rhamdia (Teleostei, Pimelodidae)*. Stockholm, Swedish Museum of Natural History.
- Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123(3), 585–595.
- Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ. (1994). CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 2, 4673–4680.

- Troschel, F. H. (1865) In: von Muller, J. W. (1864). *Reisen in den Vereinigten Staaten, Canada und Merico*.
- Valenciennes, A. (1840). In : Cuvier, G. and Valenciennes, A. 1840. *Histoire naturelle des poissons. Tome quinzième. Suite du livre dix-septième. Siluroïdes*. Strasbourg v. 15: i-xxxii + 1-540 pp.
- Villa, J. (1977). A new species of pimelodid catfish of the genus *Rhamdia* from Nicaragua, Central America. *Brenesia*, 2(13), 133–142.
- Villwock, J.A. & Tomazelli, L.J. (1995). Geologia costeira do Rio Grande do Sul. *Notas Técnicas*, 8, 1–45.
- Weber, A, Allegrucci, G. & Sbordoni, V. (2003). *Rhamdia laluchensis*, a new species of troglobitic catfish (Siluriformes: Pimelodidae) from Chiapas, Mexico. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 14(3), 273–280.
- Weber, A., & Wilkens, H. (1998). *Rhamdia macuspanensis*: a new species of troglobitic pimelodid catfish (Siluriformes; Pimelodidae) from a cave in Tabasco, Mexico. *Copeia*, 998-1004.
- Wilkens, H. (1993). A new species of *Rhamdia* (Pisces: Pimelodidae) from a cave in the Sierra de Zongolica (Veracruz, México).
- Wilkens, H. (2001). Convergent adaptations to cave life in the *Rhamdia laticauda* catfish group (Pimelodidae, Teleostei). In: *The biology of hypogean fishes*. Springer Netherlands, pp. 251–261.
- Wright, S. (1978). Variability within and among populations. *Evolution and the Genetics of Populations*.
- Zarske, A. (2003). Wiederbeschreibung von *Rhamdia marthae* (Sands & Black, 1985)(Teleostei, Siluriformes, Pimelodidae). *Zoologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden*, 53, 47-55.